N° d'enregistrement
au C.N.R.S.
O.A. 1120

ARTICLE PRINCIPAL

Recouvrant en tout

LA THESE DE DOCTORAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES

de PARIS

par

J.C.BRÉMOND

pour obtenir
le grade de Docteur Es-Sciences

Sujet de la Thése: Recherches sur la sémantique et les éléments physiques déclencheurs de comportements dans les signaux acoustiques du rouge-gorge (Erithacus rubecula L.)

soutenue le 18. Novembre 1966 devant la Commission d'Examen

Mr. P.P. GRASSÉ Président
Mme ALBE-FESSARD Examinateurs
Mr. C. DELAMARE

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

A ma femme qui, au cours des expériences effectuées dans la nature, ne se lassa pas de provoquer l'attaque des rouges-gorges ni de subir celle des moustiques.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544324_0005

T I T R E

Recherches sur la sémantique et les éléments physiques déclencheurs de comportements dans les signaux acoustiques du rouge-gorge.

(Erithacus rubecula L.)

R E M E R C I E M E N T S

L'exposé de ce travail est pour moi l'occasion de témoigner ma reconnaissance à tous ceux qui m'ont permis de le mener à bien par leur aide morale et matérielle.

Je remercie Monsieur le Professeur P.P. GRASSÉ qui a bien voulu me faire l'honneur d'être mon parrain au C.N.R.S. et dont l'accueil, les conseils avisés et les encouragements m'ont été des plus précieux. Je tiens également à lui adresser mes plus vifs remerciements pour avoir accepté ce travail de thèse.

Je remercie Monsieur J. BUSTARRET, Directeur général de l'I.N.R.A., Monsieur B. TROUVELOT, Directeur des disciplines zoologiques, de m'avoir offert la possibilité d'effectuer mes recherches dans le Laboratoire de Physiologie Acoustique dont le Directeur, Monsieur R.G. BUSNEL, a bien voulu mettre les ressources à ma disposition et a dirigé mes travaux avec infiniment de patience, d'enthousiasme et de stimulants encouragements. Je fus également aidé et soutenu dans ma tâche par Messieurs C. THIBAULT et J. GIBAN. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de ma plus vive gratitude.

Je remercie bien vivement Madame le Professeur D. ALBE-FESSARD dont les conseils et les critiques m'ont rendu les plus grands services.

Je suis heureux de pouvoir témoigner toute ma reconnaissance à Monsieur le Professeur C. DELAMARE qui, avec sa bienveillance naturelle, m'a guidé et encouragé dans mes toutes premières recherches expérimentales et n'a cessé depuis de s'intéresser à mes travaux et de me prodiguer ses encouragements.

Je dois au C.N.R.S., et plus particulièrement à la Commission de Biologie animale, l'appui matériel efficace qui m'a permis de me consacrer entièrement à mon travail expérimental.

Au début de mes travaux ornithologiques, Monsieur le Recteur de l'Université de GÖTTINGEN m'offrit la possibilité de travailler dans le Laboratoire de Monsieur le Professeur J. SCHWARTZKOPFF qui m'initia avec une extrême bienveillance aux recherches électro-physiologiques. Je suis heureux de leur adresser ici le témoignage de ma vive reconnaissance.

Divers personnalités scientifiques telles que Messieurs les Professeurs. A. MOLES, J. FOURCIN et J.B. FALLS ont bien voulu à titres divers s'intéresser à ce travail et me faire bénéficier de leur connaissances. Qu'ils trouvent ici l'expression de toute ma gratitude.

Je suis heureux de pouvoir témoigner mon amicale reconnaissance à tous mes collègues qui chacun dans son domaine se sont ingéniés à m'aider et à faciliter ma tâche : Mesdames M.C. BUSNEL, A. LEHMANN, Docteur M. NIAUSSAT, A. MOREUIL, Mesdemoiselles M. PAILLETTE, Y. LEROY, Messieurs B. DUMORTIER, P. GRAMET, A.J. ANDRIEU, S. BRIEU, A. DZIEDZIC, J. DRAGESCO.

Je remercie tout spécialement mes collaborateurs directs, Mesdames M.J. EUCHER, A. BREZAULT, Monsieur M. SIMONOT qui m'ont apporté une aide dévouée et efficace dans la préparation des expériences.

S O M M A I R E

INTRODUCTION

MATERIEL

I. -Matériel biologique

II. -Matériel électroacoustique

METHODES ET TECHNIQUES EXPERIMENTALES

I. -Etablissement du répertoire des signaux acoustiques

II. -Méthode d'altération et de diffusion des signaux acoustiques

III. -L'individu récepteur

IV. -Le territoire

V. -Discussion des méthodes expérimentales

. Valeur réactogène de signaux incomplets

. Territoire

. Accoutumance

. Différences individuelles

VI. -Méthodes d'interprétation des comportements induits

VII. -Discussion de la méthode d'interprétation

LA SIGNALISATION ACOUSTIQUE CHEZ LE ROUGE-GORGE

I. -Répertoire des signaux acoustiques

II. -Analyse physique des éléments du répertoire

A. Le chant de l'adulte. (Chant de territoire)

a) Nombre d'éléments composant les chants

1) Nombre de motifs/chant.

2) Nombre de notes/motif

b) Paramètres temporels

1) Des sons

2) Des silences

c) Paramètres fréquentiels

d) Répartition de l'énergie

1) Dans le chant (répartition temporelle)

2) Dans les gammes de fréquence

e) Phénomènes transitoires

f) Syntaxe

1) Proportion relative des différents types de motifs

2) Syntaxe entre les motifs

B. Le chant chez le jeune et l'immature

a) Chant chez le jeune

b) Chant chez l'immature

C. Le chant de combat

D. Signal en relation avec les comportements d'alarme accompagnés de taxies

E. Signal d'alarme

F. Signal d'échange de nourriture

G. Signal de bataille

H. Signaux propres aux très jeunes individus

III. -Sémantique des éléments du répertoire et comportements associés

A. Chant de territoire

a) Sémantique relative au territoire

b) Sémantique se rapportant aux relations avec la femelle

B. Chant du jeune et de l'immature

C. Chant de combat

D. Signal en relation avec les comportements d'alarme accompagnés de taxies

E. Signal d'alarme

F. Signal d'échange de nourriture

G. Signal de bataille

H. Signaux propres aux très jeunes individus

LE TERRITOIRE CHEZ LE ROUGE-GORGE

I. -Définition du territoire

II. -Aspect du territoire

III.-Les postes de chants

IV. -Limites du territoire

LES COMPORTEMENTS TERRITORIAUX

I. -Spécificité des comportements territoriaux

II. -Comportements déclenchant la réaction de défense territoriale

III.-Hiérarchie entre signalisation optique et acoustique

IV. -Reconnaissance acoustique interindividuelle chez le rouge-gorge

V. -Description des stades successifs du comportement de défense territoriale

VI. -Imitation intraspécifique et désignation individuelle

VII.-Variation saisonnière et nycthémérale du comportement de défense territoriale

VIII-Influence de facteurs météorologiques sur les comportements territoriaux

ETUDE DE LA VALEUR REACTOGENE DE DIFFERENTS PARAMETRES PHYSIQUES DU SIGNAL TERRITORIAL

I. -Etude de la syntaxe

A. Au niveau de la séquence

a) Modifications apportées au signal naturel

Valeur réactogène des signaux altérés

-Inversion temporelle

-Redistribution temporelle

-Isolement d'un chant

b) Discussion des résultats

B. Au niveau du chant

a) Modifications apportées au signal naturel

Valeur réactogène des signaux altérés

-Ablation des trilles

-Transposition en fréquence des motifs terminaux de chaque chant d'une séquence.

-Ablation des motifs terminaux

-Isolement du motif.

-Ablation, à tour de rôle de tous les motifs.

-Répétition d'un même motif (de type bas).

-Répétition d'un même motif (de type haut).

-Répétition de deux motifs de type bas.

-Juxtaposition de 5 motifs différents, tous de type bas.

-Juxtaposition de 5 motifs différents, tous de type haut.

-Alternance entre motifs hauts et bas.

b) Discussion des résultats.

C. Etude de la syntaxe au niveau du motif

a) Modifications apportées au signal naturel.

Valeur réactogène des signaux altérés.

-Isolement de la note.

-Redistribution temporelle.

-Répétition d'une même note (un type par motif).

-Notes de formes hétérogènes (groupées en motifs).

b) Discussion des résultats.

II. -Etude des paramètres temporels

a) Modifications apportées au signal naturel.
Valeur réactogène des signaux altérés.

-Expansion irrégulière des silences séparant les notes.

-Contraction de la totalité des éléments du signal.

-Expansion de la totalité des éléments du signal.

b) Discussion des résultats.

III.-Etude des paramètres relatifs aux fréquences acoustiques

a) Modifications apportées au signal naturel.
Valeur réactogène des signaux altérés.

-Transposition-abaissement des fréquences de2kHz

-Transposition-abaissement des fréquences de 1kHz

-Transposition-augmentation des fréquences de 1kHz

-Transposition-augmentation des fréquences de 2kHz

-Transposition-abaissement des fréquences de 25 % de leurs valeurs initiales.

-Transposition-augmentation des fréquences de 25 % de leurs valeurs initiales.

-Inversion des fréquences.

-Diminution du niveau des fréquences hautes.

-Augmentation du niveau des fréquences hautes.

-Elimination des fréquences hautes.
-Elimination des fréquences basses.
-Transpositions - Fréquences abaissées puis relevées.
-Diminution du niveau des fréquences hautes dans le chant de combat.

b) Discussion des résultats.

IV. -Etude des paramètres relatifs aux niveaux acoustiques.

a) Modifications apportées au signal naturel.
Valeur réactogène des signaux altérés.

-Rappel d'expérimentations décrites dans les chapitres antérieurs.
-Réduction de la dynamique du signal.

b) Discussion des résultats.

V. -Reconstitution progressive du signal par voie de synthèse

a) Description des signaux synthétisés.
Valeur réactogène de ces signaux.

-Son continu, modulé en fréquence selon un rythme rapide.
-Son discontinu, modulé en fréquence selon ce même rythme.
-Son discontinu, modulé en fréquence selon un rythme lent.
-Son discontinu, modulé en fréquence (fréquences "impures").
-Son discontinu, modulé en fréquence selon un rythme aléatoire.
-Motifs hauts constitués par des sons complexes (fréquences "impures").
-Groupement en une séquence de quelques-uns des signaux précédents.

b) Discussion des résultats.

VI. -Mécanismes susceptibles d'assurer aux signaux une valeur spécifique ou interspécifique

CONCLUSION

RESUME

INTRODUCTION.-

Tout comportement résulte de relations réciproques s'établissant entre un individu, ses semblables et le milieu extérieur. Il y a transmission de messages contenant des informations. Leur ensemble constitue les signaux qui sont véhiculés par des canaux dont le nombre et la nature sont fonction des possibilités sensorielles du récepteur. Les signalisations olfactives et surtout visuelles ont fait l'objet de nombreuses recherches, notamment à la suite des travaux de TINBERGEN. L'étude de la signalisation optique dans les comportements territoriaux de l'épinoche, de la valeur déclenchante de la tache rouge du bec des goélands dans les comportements de demande de nourriture des jeunes, constituent des exemples remarquables des résultats que peut apporter l'analyse des mécanismes de déclenchement. La conclusion la plus importante qui puisse en être dégagée est que malgré le grand nombre d'informations transmises, seules quelques unes d'entre elles sont effectivement intégrées par le récepteur dont l'univers perceptif se révèle être plus réduit que ne le laissait prévoir l'étude de ses possibilités sensorielles. Il est donc effectué une sélection aux niveaux supérieurs, ce qui a pour conséquence de modifier le choix et le nombre des éléments réactogènes en fonction du comportement mis en jeu. Dans le domaine acoustique, l'usage d'appeaux lors des chasses dites "à la pipée" laissait prévoir que le récepteur n'intégrait pas la totalité du message. A part le chant de quelques Orthoptères, le signal acoustique n'a pas fait l'objet d'études autres que celles portant sur son ontogénèse, sa sémantique ou l'analyse physique de ses paramètres constitutifs. Grâce aux récents progrès des techniques électro-acoustiques, ce type de signal est devenu reproductible et par conséquent accessible à la modification expérimentale. Si quelques unes

nécessitent un appareillage complexe, il en est d'autres qui peuvent être réalisées on ne peut plus simplement. Elles consistent en des modifications temporelles obtenues par découpage du ruban magnétique. Par ce procédé, on peut avoir accès à tous les éléments essentiels à la syntaxe du signal, or cette dernière n'a jamais fait l'objet d'une étude approfondie. Tout au plus rencontre-t-on chez trois auteurs quelques expériences isolées où fut réalisée une redistribution temporelle (BUSNEL et GIBAN, 1960 ; FALLS, 1962 ; THIELCKE, 1962). Une étude portant sur la valeur réactogène des divers paramètres physiques du signal acoustique constituait un type de recherche qui, tout en gardant son originalité, pouvait s'inspirer des méthodes décrites par TINBERGEN en d'autres domaines. L'expérimentation fut réalisée avec un oiseau, le rouge-gorge. La complexité de ses signaux et des comportements qui y étaient associés offrait la possibilité d'étudier successivement un grand nombre de paramètres réactogènes ainsi que leurs combinaisons. De plus l'éthologie de cette espèce avait été décrite par LACK, ce qui permit, après quelques recherches complémentaires, d'entreprendre immédiatement l'étude de la signalisation acoustique que cet auteur n'avait fait qu'ébaucher, ne disposant pas encore à cette époque (1943) des moyens techniques nécessaires.

En conclusion, si la comparaison est permise, l'étude qui va être présentée pourrait être rapprochée de celle qu'effectue le chimiste qui recherche dans une molécule complexe quelles sont les structures responsables de telle ou telle propriété spécifique.

MATERIEL.-

1° Matériel biologique.

Il a été recherché une espèce qui était représentée par de nombreux individus, faciles à observer et qui accomplissait tout son cycle biologique dans le centre de la France, région où l'expérimentation devait être réalisée. Le rouge-gorge (Erithacus rubecula L.) dont la biologie générale est, par ailleurs, bien connue (LACK, 1943), répondait à ces conditions. En considérant les divers signaux acoustiques de son répertoire, tant du point de vue physique que du point de vue sémantique, il est apparu que le chant d'affirmation de possession de territoire avait les conditions requises pour pouvoir réaliser le programme de recherches qui était proposé. Les comportements territoriaux qui lui sont associés sont aisément observables et interprétables. Ils ont lieu en toutes saisons ou presque et sont déclenchés et orientés par ce seul signal acoustique. Etant donné le fort pourcentage d'occurence de ce comportement par rapport aux autres, il a été supposé qu'il devait avoir une grande valeur pour l'espèce. Ce caractère ne pouvait qu'accroître l'intérêt des recherches dont ce signal allait être l'objet et devait permettre d'étendre les conclusions obtenues à d'autres espèces dont la sémantique de certains chants est essentiellement territoriale. Chez le rouge-gorge, le grand nombre d'éléments constituant le signal et la complexité de leurs combinaisons laissaient supposer de nombreuses possibilités, tant dans la nature des informations que dans leur mode de transmission.

2° Matériel électro-acoustique.

Enregistrement

Les signaux furent enregistrés sur un magnétophone portatif

Nagra III B, dont la bande passante est de 30 - 15 000 Hz (± 2 dB) lorsque la bande magnétique défile à la vitesse de 38 cm. par seconde.

Reproduction

L'expérimentation ayant lieu exclusivement dans la nature, il a dû être utilisé un équipement autonome alimenté par piles. Il consistait en :

- Magnétophone Nagra III B.
- Amplificateur de puissance Kudelsky - Type D.H. Bande passante 30 - 20 000 Hz (± 1 dB) - 4 watts.
- Haut-parleur Medomex (Vega). Bande passante 500 à 12 000 (± 5 dB).

Analyse des signaux.

- Les analyses temporelles et de niveau furent réalisées au moyen d'un enregistreur de niveau Brucl et Kjaer - Type 2305.
- L'analyse des fréquences en fonction du temps fut réalisée au moyen du sonagraphe (Kay Electric Co).

Altération des signaux et synthèses

Afin de modifier les paramètres physiques des signaux, il a été utilisé :

- Magnétophone à têtes tournantes Springer Telephonbau Normalzeit, Modèle 3850 (altération des fréquences ou des temps)
- Filtre Belin - Type F 620 (altération du niveau dans une bande de fréquence).
- Divers montages électroniques ont dû être spécialement réalisés lorsqu'il n'a pas été possible de se procurer les appareillages ayant les caractéristiques désirées. (Modulateur en anneau, modulateur de fréquence, modulateur de niveau).

METHODES ET TECHNIQUES EXPERIMENTALES.-

La méthode expérimentale utilisée fait appel à un ensemble de trois éléments qui sont en étroite interdépendance. Chacun d'eux étant susceptible d'une grande variabilité, il était nécessaire, pour pouvoir interpréter les résultats et effectuer des comparaisons, de définir, d'une manière précise, les conditions expérimentales relatives à chacun d'entre eux. Ces trois éléments, qui sont d'égale importance sont : les signaux, objet de l'étude ; l'individu récepteur dont la réaction permet une interprétation objective de la valeur du signal ; le territoire qui est en relation avec les comportements observés.

I. - Etablissement du répertoire des signaux acoustiques.

Il fallait tout d'abord connaître l'ensemble des signaux acoustiques dont disposait le rouge-gorge ainsi que la sémantique qui y était associée. Dans ce but, un travail préliminaire a été réalisé en nature, à partir d'individus sauvages en totale liberté. Il a consisté à enregistrer les différents signaux et à noter les circonstances et les comportements qui y étaient associés. Les conclusions relatives à la sémantique ainsi déduites de ces observations ont été vérifiées et complétées en réémettant ces signaux par haut-parleur et en notant la réaction des récepteurs. La collection des signaux recueillis tout au long de l'année, en des circonstances et chez des individus d'âge et de sexe différents, constitue le répertoire de l'espèce. La connaissance de ces signaux fut complétée au laboratoire par l'étude analytique de leurs paramètres physiques. C'est au niveau de ces derniers que seront recherchés les mécanismes responsables de la valeur sémantique du signal.

II. - Méthodes d'altération et de diffusion des signaux.

Pour obtenir ce résultat, la méthode consistait à présenter durant une minute à un individu récepteur des signaux ne différant de la normale que par une altération expérimentale connue et mesurée du paramètre physique soumis à l'étude. La valeur réactogène de ce dernier était déduite des modifications comportementales observées chez le récepteur. L'expérimentation était conduite dans un territoire occupé par un oiseau sauvage en liberté. La diffusion avait lieu à partir d'un haut-parleur posé au sol, non dissimulé, peint de couleur sombre, distant de 15 à 30 m. de l'expérimentateur immobile et vêtu de couleur sombre. Le magnétophone servant à la lecture de la bande magnétique était relié au haut-parleur par un câble noir (de couleur claire, il perturbe la réaction du récepteur). Le niveau acoustique des émissions fut maintenu constant et était de 80 - 90 dB. mesurés à un mètre dans l'axe de la source. Le rapport signal/bruit de fond des signaux soumis à l'épreuve a toujours été égal ou supérieur à 30 dB.

III. - L'individu récepteur.

Le récepteur fut toujours un rouge-gorge sauvage en totale liberté dans son propre territoire. Afin d'éviter l'apparition d'une accoutumance vis-à-vis des signaux expérimentaux, ces derniers furent diffusés un maximum de 3 fois en présence du même individu (moyenne : 1,4 fois). L'expérimentation fut conduite toute l'année, mais principalement de Février à Juin et d'Août à Novembre. Elle avait lieu au cours des 5h. consécutives à l'aurore et des 4 heures précédant le coucher du soleil. L'agressivité vis-à-vis d'un intrus est très variable selon les individus, tant en intensité qu'en durée. L'expérimentation devait donc être délaissée ou interrompue dès que les taxies vers le haut-parleur devenaient hésitantes lors de la diffusion du signal témoin.

IV. - Le territoire.

Les émissions expérimentales ne furent réalisées que dans des territoires de dimensions moyennes et jamais dans deux territoires voisins, même si elles étaient échelonnées sur plusieurs jours. Le haut-parleur était disposé au sol ou près du sol, mais à proximité d'une zone broussailleuse afin que le récepteur puisse développer certains de ses comportements qui ne peuvent avoir lieu que s'il est perché à proximité de l'"intrus".

V. - Discussion des méthodes expérimentales.

La méthode expérimentale adoptée doit permettre la mise en évidence des éléments du signal véhiculant l'information intégrée par le récepteur. Comme le fait remarquer TINBERGEN (1952) il est probable qu'il n'y ait que quelques paramètres qui bénéficient de cette propriété :"... quand un organe des sens intervient dans le déclenchement d'une réaction, une partie seulement des stimuli qu'il peut percevoir est réellement efficace. En règle générale, une réaction instinctive ne répond qu'à un très petit nombre de stimuli...". Il est permis de se demander ce que devient une réaction lorsque manque une des caractéristiques essentielles du signal. La réponse est également apportée par les travaux de TINBERGEN (1952). Bien que réalisés dans des domaines perceptifs autres que celui de la communication acoustique, il semblait que cette règle puisse, à priori, être appliquée aux signaux acoustiques. "... quand on étudie les mécanismes innés de déclenchement, on est très frappé par le fait que les imperfections des stimuli-signaux ont toujours le même effet général sur la réaction, quelque soit la partie de la situation stimulante qui manque ou est incomplète. La forme de l'ensemble de la réaction dépend, non pas de la partie de la situation stimulante qui manque, mais de la quantité de ce qui manque". L'expérience a montré que cette loi était

également applicable vis-à-vis des signaux acoustiques du rouge-gorge. La méthode proposée pour cette étude est donc valable. Tous les territoires ne sont pas également propices à la réalisation de l'expérimentation. De taille trop grande, ils sont peu vigoureusement défendus. De petite taille, ils conviendraient parfaitement si cet état de chose ne résultait de la pression exercée par de nombreux voisins. Parmi ceux-ci, un ou plusieurs d'entre eux ayant perçu l'émission expérimentale qui ne leur était pas destinée réagissent en bordure de leurs propres territoires et influent sur l'individu d'expérience qui doit faire face à plusieurs agresseurs. Son comportement vis-à-vis de l'émission est alors difficile à préciser car il serait hasardeux de vouloir faire la part de ce qui revient aux signaux acoustiques ou visuels. Ce phénomène étant particulièrement fréquent à l'aurore, l'expérimentation a rarement débuté avant la deuxième heure consécutive au lever du soleil car au fur et à mesure que la matinée s'avance le seuil de réactivité se relève progressivement. (Il finit par atteindre un niveau tel que l'expérimentation doit être interrompue vers la 5ème ou 6ème heure).

Une accoutumance aux émissions expérimentales se manifeste plus ou moins précocement selon les individus, mais apparaît toujours. Afin d'éliminer au maximum cette cause possible d'erreur, il n'a jamais été utilisé consécutivement deux rouges-gorges ayant des territoires contigus et très rarement le même oiseau plusieurs jours de suite. Il semble qu'une période d'un mois ne soit pas toujours suffisante pour que l'accoutumance disparaisse. Afin de déceler son apparition, l'émission du signal à expérimenter fut toujours encadrée par la diffusion du signal témoin. L'apparition de cette accoutumance fut le facteur principal qui a déterminé à n'expérimenter qu'<u>en nature</u> sur des rouges-gorges sauvages en liberté, afin de pouvoir disposer d'un grand nombre d'individus. Ce même

travail réalisé à partir d'oiseaux captifs aurait nécessité le maintien d'un grand nombre de rouges-gorges dans des volières (un mâle par cage) suffisamment vastes pour que puissent se manifester les divers comportements, y compris celui de territoire. Même dans ces conditions, LACK (1943) signale qu'il n'est pas toujours aussi développé qu'en nature. La méthode choisie prête cependant à quelques critiques relatives à l'hétérogénéité du matériel biologique et des conditions expérimentales. C'est ainsi qu'au même moment tous les individus ne sont pas au même stade psycho-physiologique de leur cycle annuel. De plus, ce stade est généralement inconnu lors de l'expérience. Il existe de grandes différences dans l'intensité de la motivation combative de chaque oiseau. Cette diversité qui apparaît comme étant une difficulté expérimentale est en fait un avantage car l'échantillon choisi au hasard, s'il est suffisamment étendu, est plus représentatif de l'ensemble de la population que ne le serait une sélection plus rigoureuse effectuée en laboratoire. Une autre cause d'hétérogénéité résulte des dissemblances entre les différents territoires. Les conséquences pouvant en résulter ne faisant pas l'objet de cette étude, il a été tenté de réduire leurs effets en n'expérimentant qu'avec un échantillonnage de territoires qui, tout en restant typique de cette espèce, est le plus homogène possible. Les limites des variations admissibles devaient être fixées avec précision. Elles ont été exposées au cours de ce chapitre.

VI. - Méthodes d'interprétation des comportements induits.

Les stades successifs d'un combat territorial ayant lieu entre deux rouges-gorges sauvages, sans intervention expérimentale ont été utilisés comme échelle de comparaison pour apprécier l'intensité des comportements induits par les signaux soumis à l'étude. Une grande importance a été attachée

aux réactions taxiques dirigées vers le haut-parleur. Elles ont été considérées comme nulles si l'oiseau ne s'est pas approché à moins de 20 m. du haut-parleur et comme maximales s'il a séjourné dans une sphère de 2 m. de rayon dont le haut-parleur occupe le centre. Dans ce dernier cas, l'oiseau peut, soit rester immobile, soit effectuer de nombreux déplacements sur de courtes distances. La réaction est considérée comme maximale s'il change au moins 5 fois de lieu de perchage. Les parades, lorsqu'elles se produisent, ont lieu dans la très grande majorité des cas à proximité du haut-parleur. Elles correspondent à une agressivité supérieure à celle qui ne se manifeste que par des vols tout autour de la source sonore.

Les manifestations acoustiques ont également été prises en considération. L'induction du chant, la modification de son rythme, n'ont pas été retenues comme critères de réactivité. L'augmentation de son niveau global n'a été considérée que comme un facteur secondaire. Par contre, un accroissement d'énergie dans les fréquences hautes et surtout l'émission du chant de combat sont des comportements traduisant l'agressivité maximale que peut présenter le rouge-gorge vis-à-vis d'un haut-parleur (ou d'un autre rouge-gorge).

Quelle que soit la nature ou l'intensité d'un comportement observé, il n'a toujours été interprété que comparativement à celui induit par le signal témoin, chez ce même individu.

VII. - Discussion de la méthode d'interprétation.

La qualité de la réaction induite par les signaux territoriaux dépend d'une part de la valeur réactogène de ces derniers, d'autre part de la motivation sexuelle de l'oiseau, celle-ci

variant selon la saison et les individus. Il en résulte que les conditions optimales de la signalisation ne sont pas nécessairement requises pour obtenir le développement complet de la réaction. C'est ce qui se produit si la motivation est forte. Si au contraire le seuil de déclenchement se trouve relevé, la réaction sera incomplète. Les causes de ce relèvement sont essentiellement d'ordre physiologique, psychologique et très probablement météorologique. Elles échappent donc au contrôle de l'expérimentateur. De ce fait, beaucoup de réactions sont incomplètes. Il faut voir là la preuve que la loi du tout ou rien ne peut pas s'appliquer à ce type de comportement. La méthode d'interprétation ne pourra donc pas reposer uniquement sur un dénombrement des occurences des comportements induits. Elle devra également tenir compte de leurs intensités, mais le niveau atteint dans chaque réaction n'est pas à lui seul un critère d'interprétation suffisant. Il n'aura de valeur que comparativement à celui qui est atteint lors de la diffusion du signal non modifié pris comme témoin. Les causes de fluctuations ont le même effet sur tous les comportements observés, qu'ils soient induits par le signal soumis à l'expérience ou par le signal témoin. Elles se trouvent donc éliminées par la comparaison des divers résultats et en définitive ne subsistent que les différences ayant pour cause les modifications expérimentales du signal étudié. Au lieu d'être effectuée entre les résultats relatifs à différents signaux émis au cours d'une même série expérimentale, la comparaison peut être faite pour un même signal et porter sur des séries expérimentales différentes. Dans ces conditions il est possible de mettre en évidence les variations individuelles, l'accoutumance ou l'action de facteurs externes.

Toutes les taxies observées dans les comportements de lutte entre deux oiseaux ont été prises en considération pour déterminer le pouvoir réactogène des signaux soumis à l'étude

car elles se manifestent de la même manière, que l'attaquant soit un oiseau véritable ou un haut-parleur. Par contre, certaines observations relatives aux comportements acoustiques ont semblé ne pas devoir être retenues car elles pouvaient être induites par d'autres facteurs que ceux contenus dans le signal diffusé expérimentalement. C'est ainsi que, contrairement à la méthode préconisée par FALLS (1962) il n'a pas été tenu compte d'une modification du rythme d'émission consécutive à la diffusion d'un signal expérimental. Agir autrement aurait le plus souvent donné lieu à une interprétation erronée, principalement lorsque le rythme du signal émis est différent de celui du comportement acoustique naturel de l'individu récepteur. Il a, en effet, été observé (BUSNEL-DUMORTIER (1955), KNEUTGEN (1964b) que le rythme de beaucoup d'activités pouvait être influencé par la cadence de tout phénomène périodique, même si ce dernier est un bruit (donc sans signification au niveau de l'interaction spécifique). L'induction du chant chez un oiseau préalablement silencieux n'a pas non plus été retenue comme indice de la valeur réactogène d'un signal, car beaucoup de changements brusques dans la nature ou le niveau du bruit ambiant peuvent provoquer son apparition. KNEUTGEN (1964a) a montré qu'un bruit blanc ou un son pur provoquait le chant chez le schama (Copsychus malabaricus). Un résultat analogue a été obtenu avec le rouge-gorge. Même les individus rendus sourds expérimentalement par extirpation de l'oreille interne ont réagi par l'émission du chant lors de la diffusion de fréquences basses. Ces dernières, transmises par les vibrations des supports ou des plumes, ne pouvaient qu'être perçues par les organes de Herbst. Le chant n'est jamais perçu par cette voie sensorielle dont le domaine de sensibilité est en dehors de la gamme des fréquences du signal naturel. Que la réaction ait pu cependant être déclenchée par ce procédé prouve combien il doit être pris

de précautions pour interpréter les premiers stades d'une chaîne de comportements. D'une façon générale, nous n'avons pas retenu les réactions de faible intensité qui ne se manifestaient que par des "mouvements d'intention" au sens défini par HEINROTH (1911).

LA SIGNALISATION ACOUSTIQUE CHEZ LE ROUGE-GORGE.-

I. - Répertoire des signaux acoustiques.

Outre trois types de chants ayant des caractéristiques similaires, le répertoire de l'individu adulte se compose de 5 signaux.

- Deux sont en relation avec l'alarme ou les comportements ne se rattachant pas directement au territoire. Ils sont émis par les deux sexes et sont très fréquemment employés. Les autres signaux ne sont entendus que rarement.

- Un signal émis par la femelle lorsqu'elle est nourrie par le mâle lors des comportements de cour.

- Un signal de bataille accompagnant les coups de bec lors de disputes relatives à une proie ou au cours de la phase ultime des combats territoriaux.

- Un signal de détresse parfois émis lorsque l'oiseau est saisi dans la main.

Le jeune, avant de quitter le nid, a un répertoire restreint comprenant :

- Un signal de gavage émis lors du nourrissage par les parents.

- Un signal de demande de nourriture. Après avoir quitté le nid, il l'utilisera comme signal de contact, tant avec ses frères qu'avec ses parents. (Ce signal disparaît définitivement chez l'adulte au cours du premier automne).

Tableau 1 : Etendue du répertoire acoustique de quelques espèces.

Espèces (Adultes)	Nombre de catégories de signaux acoustiques	Nombre de signaux acoustiques	Auteurs
Acrocephalus scirpaceus		13	IMPERKOVEN (1962)
Alauda arvensis		9	DELIUS (1963)
Certhia brachydactyla		5	THIELKE (1961)
Certhia familiaris		6	THIELKE (1961)
Cettia cetti	6		TROUCHE (1939)
Corvus monedula		9	LORENZ (1952)
Empidonax diffililis		6	DAVIS, TISLER, DAVIS (1963)
Fringilla coelebs		20	MARLER (1955)
Gallus domesticus		20	SCHJELDERUP-EBBE (1922 ; 1923)
Garrulus glandarius	6		GOODWIN (1952 ; 1956)
Granatina granatina		6	NICOLAI (1964)
Granatina ianthinogaster		8	NICOLAI (1964)
Hylocichla mustelina	6		BRACKBILL (1943 ; 1958)
Lagonosticta senegala		4	NICOLAI (1964)
Larus argentatus	6		GOETHE (1955)
Melospiza melodia		24	NICE (1937 ; 1943)
Parus atricapillus		17	ODUM (1942)
Parus major		20	GOMPERTZ (1961)
Pytilia melba melba		4	NICOLAI (1964)
Sitta europea caesia		13	LÖHRL (1958)
Sylvia communis		25	SAUER (1954)
Textor cucullatus		15	COLLIAS (1963)
Troglodytes troglodytes		12	ARMSTRONG (1955)
Turdus merula		13 - 15	MESSMER (1956)

Le répertoire du rouge-gorge apparaît comme étant relativement restreint lorsqu'il est comparé à celui d'autres espèces (tableau 1). Cette pauvreté contraste avec la grande variété de ses chants.

II. - Analyse physique des éléments du répertoire.

A - Le chant chez l'adulte.

Il sera distingué 3 types de chants nommés selon les comportements associés à leur émission. Un est propre à l'adulte parvenu à maturité sexuelle (les deux autres sont émis par les très jeunes oiseaux ou les immatures). Dans le présent travail, les termes de "chant" ou de "chant normal" ne seront appliqués qu'au signal émis par l'individu adulte pour affirmer la possession de son territoire en dehors de la présence d'un intrus ou lorsque ce dernier n'est pas encore parvenu à proximité de l'émetteur.

Les chants sont séparés par des silences. Leur succession (de deux à une centaine) est nommée séquence de chant. Chaque chant est constitué par la juxtaposition de plusieurs motifs. Le motif est un groupe de notes consécutives ayant entre elles des similitudes morphologiques. La note est le plus petit élément acoustique individualisé et ne comportant pas de silence en son sein (fig. 1).

a) Nombre d'éléments composant les chants.

1) Nombre de motifs composant les chants

L'analyse de 740 chants émis par 28 oiseaux laisse apparaître un nombre moyen de 4,79 motifs par chant (s = 7,98 - Variabilité 166 %). La variabilité fut calculée séparément pour quelques unes des 28 séquences de chant. Elle est relativement constante et très notablement inférieure à 166 % (30 à 55 %).

Il est donc possible que le nombre de motifs employés pour construire le chant soit, dans une certaine mesure, une caractéristique propre à chaque individu.

2) Nombre de notes composant les motifs.

Dans le chant de 18 oiseaux, l'analyse de 745 motifs laisse apparaître une moyenne de 8,12 notes par motif (s = 4,70 Variabilité 58 %).

b) Paramètres temporels.

1) Des sons.

- L'analyse de 571 chants (émis par 17 oiseaux) laisse apparaître une durée moyenne du chant qui est de 2,2 s. (s = 10,56 - Variabilité 480 %).

- L'analyse de 734 motifs (émis par 19 oiseaux) laisse apparaître une durée moyenne du motif de 0,446 s. (s = 0,174 - Variabilité 39 %).

- L'analyse de 1353 notes (émises par 19 oiseaux) laisse apparaître une durée moyenne de la note de 0,036 s. (s = 0,358 - Variabilité 995 %).

2) Des silences.

- Entre les chants émis par 12 oiseaux il a été effectué 238 mesures. La durée moyenne des silences séparant les chants est de 5,8 s. (s = 1,45 - Variabilité 25 %).

- Entre les motifs émis par 13 oiseaux, il a été effectué 537 mesures. La durée moyenne des silences séparant les motifs est de 0,114 s. (s = 17,58 - Variabilité 154 %).

Tableau 2 : Caractéristiques physiques du chant.

Paramètre analysé		Moyenne	Ecart type	Variabilité
Nombre de	Motifs/chant.	4, 79	7, 89	166 %
	Notes/motif.	8, 12	4, 70	58 %
Durée	Chants.	2, 2 s.	10, 56	480 %
	Motifs.	0, 45 s.	0, 74	39 %
	Notes.	0, 036 s.	0, 358	995 %
Silence entre	Chants.	5, 8 s.	1, 45	25 %
	Motifs.	0, 114 s.	17, 58	154 %
	Notes	Environ 0, 001 s.		Grande

- Entre les notes, les silences les plus fréquents ont une durée de 0,01 s. Une mesure exacte ne peut cependant pas être toujours réalisée avec précision en raison du phénomène de traînée acoustique qui suit chaque note (réverbérations et échos multiples). Des périodes de silences plus longues peuvent cependant être observées après une note couvrant une large bande de fréquence (plus de 4 kHz) ou ayant une grande durée (au moins 0,1 s.). Les valeurs extrêmes mesurées dans ces conditions sont d'environ 0,1 s., mais elles sont peu fréquentes.

Les résultats des analyses rapportés ci-dessus sont regroupés dans le tableau 2.

c) Paramètres fréquentiels.

- Le chant est compris dans la gamme 1,5 - 12 kHz, il couvre donc 3 octaves (fig.2).

- Les motifs se répartissent en deux catégories selon la gamme de fréquence qui les contient. Les motifs de type haut sont compris entre 4 et 13 kHz., ceux de type bas entre 1,5 et 5 kHz.

- La morphologie générale des notes résulte de ce qu'elles sont constituées par des fréquences pures et que ces dernières changent constamment de valeur au sein d'une même note. 4361 mesures ont montré que ces modulations de fréquence sont ascendantes dans 43 % des cas et descendantes dans 49 %. Elles sont donc réparties selon des proportions sensiblement équivalentes. Quant aux fréquences stables elles n'entrent que pour 8 % dans la composition des notes.

La largeur moyenne de la bande de fréquence contenant les notes est de 1,34 kHz (1050 mesures - s = 0,804 - Variabilité 60 %).

L'évolution temporelle des modulations de fréquence permet de reconnaître 5 types fondamentaux de formes de notes. Chacun de ces types est susceptible de variantes (fig. 3). De plus, ils peuvent former deux à deux des combinaisons, chacune d'entre elles donnant également naissance à des variantes (fig.4). Si certaines des notes ne se situent que dans la partie haute ou basse du spectre contenant le chant, nombre d'entre elles (en majorité du type 1) sont rencontrées dans diverses bandes de fréquence. Cette possibilité appliquée à certains types morphologiques et à leurs variantes fait que le répertoire de l'espèce comporte environ 250 notes.

Les types morphologiques relatifs aux notes ont des taux d'occurence différents, ce qu'exprime la fig.5. Cette dernière résulte de l'analyse de 1200 notes provenant de 13 individus. (Il est à remarquer que si le pourcentage d'occurrence de chaque type était reporté sur une ordonnée logarithmique, la courbe de distribution serait sensiblement une droite). Le classement des notes en plusieurs types de catégories rend possible le calcul d'une estimation du nombre de motifs employés par cette espèce. D'après les données fournies par les analyses antérieures, chaque motif ne contient qu'un type de note mais en moyenne deux variations de chaque type. En effectuant la somme des combinaisons partielles on obtient un total de 1300 motifs. Chacun des nombres partiels calculés étant voisin de celui issu de la distribution naturelle des notes, on est autorisé à conclure que le chiffre de 1300 motifs représente une estimation vraisemblable du répertoire de l'espèce.

d) Répartition de l'énergie.

1 - Dans le chant

Très souvent, surtout lorsque l'oiseau n'est pas en lutte avec un rival, le chant débute par des motifs émis à bas niveau. Ce sont les motifs centraux du chant qui en règle générale contiennent l'énergie maximale. La dynamique du chant est de l'ordre de 50 à 60 dB lorsqu'elle est mesurée à 1m. de l'oiseau. Elle s'atténue dans les fréquences élevées au fur et à mesure que s'accroît la distance, probablement en raison de l'atténuation due à la transmission au travers de la végétation. (fig.8)

2 - Dans les gammes de fréquence

La gamme inférieure à 4 kHz contient 45 % de l'énergie totale du signal. Cette quantité est voisine de celle contenue dans la portion du chant qui est supérieure à 4 kHz (55 %).

e) Phénomènes transitoires.

Les notes comportent un grand nombre de transitoires ce qui contribue à leur donner un caractère complexe.

Les pentes maximales des transitoires apparaissent comme étant de l'ordre de 10 ms. pour une augmentation de niveau de 50 dB. De telles valeurs se recontrent très fréquemment. La dynamique de telles attaques est de l'ordre de 10 à 15 dB. Les variations de niveau de plus grande amplitude ont des pentes moindres. Les pentes minimales sont de l'ordre de 150ms. pour 50 dB.

Les diverses caractéristiques physiques de ce signal font que le récepteur dispose de nombreuses possibilités pour localiser spatialement l'émetteur.

f) Syntaxe

- Proportion relative des différents types de motifs.
La répartition relative de ces deux types de motifs montre une très nette prédominance numérique des motifs bas sur les motifs hauts (433 contre 173, soit respectivement 71 % et 29 %) (126 chants).

- Syntaxe des motifs.
On ne rencontre que très exceptionnellement un motif plusieurs fois de suite dans le même chant et rarement un même motif au cours d'une séquence de chant. Il ne semble pas que l'organisation des motifs soit livrée au hasard. Dans la plupart des cas, la succession des motifs donne lieu à un changement de bandes de fréquences. Dans une séquence de chant comportant 241 motifs, ce phénomène se rencontre 109 fois alors qu'on a pu dénombrer dans ce même exemple que 85 successions de motifs situés dans la même bande de fréquence. Ce sont les motifs bas qui, le plus souvent, sont disposés consécutivement. Ce phénomène est assez rare pour les motifs hauts. Dans l'exemple précédent, on a rencontré 45 fois une succession de 2 à 6 motifs hauts. Ce sont donc surtout les motifs hauts qui accroissent la diversité de structure du chant. Lorsque l'oiseau change de gamme de fréquence, il le fait généralement plusieurs fois de suite. Cette règle semble souffrir peu d'exceptions. L'analyse montre également que le dernier motif est toujours du type bas dans 90 % des cas (analyse portant sur 680 chants). Comme les chants commencent indifféremment par un motif haut ou bas, ceux qui comportent un nombre impair de motifs ne peuvent que se terminer par deux motifs bas consécutifs, pour respecter cette dernière règle. L'analyse montre que 68 % des chants respectent l'association de ces

deux règles. Parmi les 32 % restants, ces règles sont encore partiellement respectées, car leur originalité ne repose que sur la présence de deux motifs consécutifs (bas le plus souvent) au sein du chant qui peut être interprété comme la soudure de 2 chants.

On démontre que le nombre de chants pouvant être construits avec un total de n motifs répartis en deux groupes est donné par l'expression 2^n. Le calcul effectué avec les chants comportant de 3 à 7 motifs donne un total de 242 possibilités. Or, l'oiseau n'utilise que 55 d'entre elles, quoiqu'à des degrés divers. Le respect rigoureux des règles syntaxiques énoncées antérieurement amène à reconnaître aux chants un certain taux de redondance s'accroissant en même temps que le nombre des motifs. En fait, il apparaît des exceptions à ce mode de construction, et la redondance reste relativement constante. Elle est comprise entre 40 et 50 % pour les chants comportant de 4 à 7 motifs (nombre de motifs le plus souvent rencontré).

B - Le chant chez le jeune et l'immature.

a) Le chant chez le jeune.

Ce signal est une préfiguration de ce que sera le chant de l'adulte. Les notes en sont plus complexes et ont une durée très notablement supérieure. Elles ne sont pratiquement pas ordonnées en motifs. Il n'est pas rare d'y rencontrer des imitations imparfaites, mais reconnaissables, de chants étrangers à l'espèce (le pinson, Fringilla coelebs est très souvent imité). Le niveau moyen de l'émission est très faible (30 à 50 dB). Les caractéristiques de ce type de chant chez le rouge-gorge sont assez semblables à celles décrites par THORPE (1958) chez le jeune pinson.

b) Le chant chez l'immature.

Ce signal établit la transition entre le précédent et celui de l'adulte. A une trame qui évoque le chant juvénile viennent se surajouter des notes ou parfois même des motifs qui ne sont pas sans rappeler ceux émis par l'adulte. Ils ne sont toutefois pas nettement répartis en deux bandes de fréquences et des notes "mixtes" assurent la transition entre type haut et bas. Ce chant comporte encore quelques notes formées par la superposition de deux fréquences, phénomène qui ne se rencontre qu'exceptionnellement chez l'adulte. (Notes du type V, fig.3)

C - Le chant de combat.

Ce signal a beaucoup de points communs avec le chant de l'adulte. Il a le même répertoire et une disposition générale en motifs alternés. Il en diffère cependant par quelques caractères qui sont :

1° Ce signal apparaît soudainement. D'emblée, il est émis avec toutes ses caractéristiques. Par contre son remplacement par le chant normal s'effectue progressivement.

2° Il y a une réduction du nombre des notes composant les motifs.

3° Les notes sont empruntées au répertoire du chant normal, mais celles ayant une durée brève sont relativement peu nombreuses.

4° Des imitations de chants étrangers à l'espèce sont incluses dans ce signal.

5° La durée des chants est particulièrement irrégulière, la moyenne est accrue.

6° Les silences séparant les chants sont très brefs, inférieurs à la durée des signaux. Ceci est contraire à ce qui s'observe dans le chant normal.

7° Parmi les notes utilisées, beaucoup d'entre elles couvrent une large bande de fréquence, ce qui a pour effet d'élargir le spectre contenant le signal. Cet accroissement a lieu surtout vers les fréquences hautes.

8° Le chant de combat est toujours émis à un niveau faible (50 - 60 dB mesurés à 1m.). Il est ponctué de temps à autre par des notes ou des motifs brefs qui atteignent 100 dB.

9° Le maximum d'énergie est contenu dans la partie haute du spectre. (Les fréquences supérieures à 4 kHz contiennent 76 % de l'énergie totale).

D - Signal en relation avec les comportements d'alarme accompagnés de taxies.

Ce signal est caractérisé par sa brièveté (30 à 40 ms), un transitoire d'attaque dont la pente est très raide et sa fréquence (8 - 10 kHz) (fig.6a). Il est émis isolément ou par salves à raison de 2 à 4 signaux par seconde, le rythme pouvant se modifier rapidement. Phonétiquement, il peut être évoqué par "tic".

Ses caractéristiques physiques correspondent à celle d'un signal permettant au récepteur une localisation spatiale de l'émetteur.

E - Signal d'alarme.

Ce signal est caractérisé par sa durée (de 0,3 à 1 s.), par

une dynamique très progressive , tant lors de son établissement qu'à son extinction. Sa fréquence (9 à 10 kHz.) est à peine modulée (fig.6c). Il est émis isolément ou répététivement. La cadence maximum est alors d'un signal toutes les 5 sec. mais un rythme plus lent n'est pas rare.

Ses caractéristiques physiques correspondent à celles d'un signal ne permettant pas facilement la localisation spatiale de l'émetteur.

F - Signal accompagnant les échanges de nourriture.

Ce signal est caractérisé par une durée variable (de 0,5 à 1 s.) et par des modulations de fréquences nombreuses et très rapides s'étendant sur la totalité du spectre le contenant (6 à 16 kHz.). Le maximum d'énergie est situé dans la bande 8 - 14 kHz (fig.6e).

G - Signal accompagnant les combats.

Ce signal est caractérisé par une durée comprise entre 0,2 et 0,4 s. Les fréquences le composant sont comprises entre 8 et 12 kHz. et ne sont modulées qu'avec une faible amplitude (fig. 6b).

H - Signal d'appel du jeune.

Ce signal est caractérisé par sa durée (0,1s.) un transitoire d'attaque bref et une fréquence d'abord ascendante puis descendante. Il est contenu dans la gamme 8 - 12 kHz. Phonétiquement, il peut être évoqué par "zip". Il est émis isolément ou le plus souvent par salves. (fig.6d).

III. - Sémantique des éléments du répertoire et comportements associés.

A - Chant normal ou d'affirmation de possession de territoire.

Ce signal est essentiellement lié à deux catégories de comportements en rapport avec la sexualité. L'une est relative au territoire, l'autre aux relations avec la femelle.

a) Sémantique se rapportant au territoire.

L'émission du chant par un rouge-gorge signifie, pour les autres individus, qu'il a adopté comme territoire le lieu de l'émission. Le signal sera donc employé tant par les oiseaux déjà établis que par ceux à la recherche d'un territoire. Ce dernier ne pouvant être détenu que par un seul mâle, les comportements de rivalité sont fréquents. Ils se manifestent par des combats. Pratiquement ce stade ultime de lutte n'est que très rarement atteint. Une signalisation préliminaire suffit généralement à mettre en fuite l'oiseau nouveau venu. Pour parvenir à ce résultat, des signaux de natures différentes sont émis conjointement. Les uns sont gestuels. Les autres, faisant plus spécialement l'objet de cette étude, sont acoustiques. Ce sont les chants : chant normal d'abord, puis chant de combat si l'agression persiste. L'expérimentation a montré que le chant avait à lui seul une signification territoriale. Une analyse détaillée des comportements liés à ce signal sera donnée ultérieurement dans le chapitre relatif à la défense du territoire.

Conjointement à cette sémantique relative à la proclamation de possession de territoire, d'autres informations viennent

compléter la signification de ce signal. Elles influent sur le comportement du récepteur et sont relatives à :

1° Localisation spatiale de l'émetteur. Elle est réalisée avec certitude, en direction tout au moins comme le prouve l'orientation des vols vers un intrus qui n'est pas visible. L'appréciation de la distance de l'émetteur existe peut-être mais l'observation des comportements naturels ne permet pas de l'affirmer.

2° Identité de l'émetteur. La reconnaissance acoustique entre individus voisins a été démontrée expérimentalement (cf. chapitre relatif au comportement territorial).

3° Etat sexuel de l'émetteur. L'état hormonal influe sur les qualités du chant qui elles mêmes déterminent le comportement du récepteur. Le tableau 3 donne les résultats d'une expérimentation réalisée au printemps. Il apparaît que seuls les individus au stade juvénile soient parfois tolérés dans le territoire alors qu'en sont exclus ceux qui ont atteint ou presque atteint la maturité sexuelle.

4° Etat psychologique de l'émetteur. Lorsque la motivation est forte, deux paramètres du chant sont modifiés. Son taux d'émission qui est normalement de 6 à 8 par minute peut atteindre 12. L'énergie contenue dans la portion haute du spectre est accrue. L'expérience a montré que ce phénomène augmentait très notablement la valeur réactogène du signal (cf. chapitre relatif à l'étude des fréquences acoustiques).

5° Désignation de l'adversaire. Une imitation du chant émis par ce dernier permet d'obtenir ce résultat.(Un chapitre ultérieur sera consacré à ce sujet).

b) Sémantique se rapportant aux relations avec la femelle. En laboratoire un mâle et une femelle furent maintenus dans des cages contigues. Ils n'étaient séparés que par une toile métallique. Au mois de mai ce mâle chantait beaucoup plus fréquemment que les individus sauvages libres ou que les autres couples captifs, mais dont les deux partenaires étaient réunis dans une même cage. Après avoir mis la femelle dans la cage du mâle, ce dernier a considérablement réduit le taux de ses chants. L'expérience inverse fut réalisée en nature. La suppression de la femelle provoqua un accroissement du nombre des chants émis par le mâle.

Ces deux typesd'expérimentation ne prouvent ni l'un ni l'autre que la femelle soit effectivement attirée ou retenue par ce signal qui a cependant la possibilité de lui indiquer si un mâle est ou n'est pas apparié. Il est à remarquer que l'attraction de la femelle par le chant du mâle est souvent affirmée bien qu'elle n'ait été démontrée que dans peu de cas. THORPE (1965) en donne des exemples probants chez des espèces où les deux partenaires pratiquent le duo vocal.

B - Chants du jeune et de l'immature.

- Chez le très jeune individu, il n'a pas pu être attribué de valeur sémantique à ce signal, tout au moins lorsqu'il est émis à son niveau naturel, c'est-à-dire très bas (30 à 50 dB).* Il semble que sa fonction se réduise à un exercice vocal permettant l'émission ultérieure du signal adulte. Des oiseaux rendus sourds à l'âge de 8 jours par extirpation de l'oreille

---

* Il est à noter qu'au cours de l'expérimentation relative à ce signal et rapportéedans le tableau 3, l'émission avait lieu à un niveau accustique anormalement élevé (celui du chant de l'adulte, soient environ 90 dB).

interne développent un chant qui conserve certains de ses caractères juvéniles. De plus il est de bas niveau, anormalement monotone et émis beaucoup moins fréquemment.

- Le chant de l'immature a par contre une sémantique territoriale qui ne peut être mise en doute (cf. tableau 3). Ces résultats sont en accord avec le fait que le rouge-gorge se fixe et défend son territoire au moyen de ce signal bien avant (et après) qu'il n'ait atteint la maturité sexuelle (fig. 7).

C - Chant de combat.

Ce signal résulte d'une très forte motivation. Il est émis aux époques correspondant à celles où les comportements sexuels atteignent une intensité maximale (fig. 7 b). Sa sémantique est exclusivement territoriale. Il est toutefois susceptible de transmettre des informations complémentaires, en particulier celles relatives à l'intensité de la motivation ayant déclenché son émission. Comme pour le chant normal, le mécanisme de cette transmission repose sur la plus ou moins grande proportion d'énergie contenue dans la partie haute du spectre contenant le signal.

Le chant de combat a donc une sémantique commune avec le chant normal mais elle paraît être restreinte à la défense du territoire. Le tableau 4 montre que dans le déclenchement de ce type de comportement il a un pouvoir réactogène bien supérieur à celui du chant normal.

D - Signal en relation avec les comportements d'alarme, accompagnés de taxies.

Ce signal, qui pour la commodité de l'exposé peut être phonéti-

Tableau 3 : Comparaison entre le pouvoir réactogène des chants émis par des oiseaux parvenus à différents stades de maturité sexuelle.

Signal soumis à l'expérience	Nature de la réponse				Somme de + et + − exprimée en %	Nombre d'épreuves	Nombre d'oiseaux utilisés
	Bonne +	Moyenne + −	Faible −	Nulle 0			
Chant du très jeune individu (40 jours)	8	5	3	3	68	19	14
Chant d'individu immature (enregistrement en Octobre)	10	3	-	-	100	13	9
Chant normal (Témoin)					100 % (par définition)		

Tableau 4 : Valeur réactogène du chant de combat comparée à celle du chant normal.

Intensité de la réaction induite par le chant de combat	Supérieure	Egale (à celle du chant normal)	Moindre
Fréquence d'occurrence.	39 (70 %)	15 (27 %)	2 (3 %)

Total 56 (45 oiseaux)

quement représenté par "tic", est associé à beaucoup de situations comportementales. Il est émis presque toute l'année avec cependant un maximum en automne (Fig. 7 c). L'oiseau qui l'émet l'accompagne d'un mouvement brusque de la queue, d'un déploiement partiel et très rapide dans un plan vertical des rémiges primaires. Entre chaque signal le rouge-gorge saute ou vole sur une courte distance. Il reste rarement perché à la même place. Ces mouvements sont ceux d'intention de vol. Ils ont parfois lieu sans être accompagnés par l'émission du signal. L'inverse n'a jamais été observé. Le mouvement a donc un seuil de déclenchement inférieur à celui qui détermine l'apparition du signal acoustique. Sa cadence d'émission croît avec l'intensité du stimulus qui le provoque. Il est souvent repris en choeur par les individus voisins et il y a stimulation réciproque aboutissant à un accroissement du rythme d'émission.

- La sémantique de ce signal est très probablement en relation avec l'alarme car il est émis lorsqu'un intrus non spécifique séjourne dans le territoire. Il est à rapprocher des signaux émis par beaucoup d'espèces pour "huer" un prédateur peu dangereux.

- Il peut, dans certains cas (qu'il n'a pas été possible de préciser), avoir une sémantique territoriale. Diffusé par haut-parleur, il induit parfois ce comportement (cf. tableau 5). Réciproquement, il n'est pas exclu qu'il puisse assurer cette défense, mais seulement dans des situations ne comportant qu'une faible motivation en relation avec le cycle hormonal (il est fréquemment émis en automne) ou avec une baisse brusque de température. Cette dernière observation fut faite à plusieurs reprises au cours du printemps. Les taux de chants décroîssaient,

Tableau 5 : Comportements induits par l'émission du signal "tic".

Comportement induit (°)	Territorial	Rassemblement autour du H. P. (sans manifestations agressives)	Pas de réaction nette
Fréquence d'occurrence	5	5	7

Total 17
(15 Oiseaux)

(°) L'expérimentation fut réalisée en automne.

tandis qu'augmentaient ceux relatifs à l'émission de ce signal. Le phénomène s'inversait lors de la remontée de la température.

- Au début de l'automne ce signal est très souvent émis par les jeunes individus chez qui il provoque des rassemblements. Expérimentalement ils ont pu être obtenus autour du haut-parleur diffusant ce signal (cf. tableau 5).

- Ce signal est émis par les deux sexes mais plus fréquemment par le mâle. Cette observation ne put être faite que sur des oiseaux captifs. Elle est donc donnée sous toutes réserves.

E - signal d'alarme.

Ce signal est associé aux comportements en relation avec l'alarme. L'oiseau qui l'émet reste immobile, perché ou au sol. Le graphique de la fig. 7c montre qu'il apparaît brusquement dans le répertoire des deux parents à l'époque où naissent les jeunes. Il est émis lorsque l'on pénètre dans la zone entourant le nid. En raison de l'immobilité de l'émetteur, il est permis de supposer qu'il est lié à une motivation de peur supérieure à celle qui induit le signal "tic". BUFFON (1790) rapporte que les individus qui ont pu se dégager des gluaux qu'on leur avait tendus, l'émettent dès qu'ils ont retrouvé leur liberté.

Diffusé expérimentalement, ce signal n'a jamais induit de réaction territoriale. Emis alors qu'un oiseau combat le haut-parleur, il provoque immédiatement la cessation de ce comportement (cf. tableau 6). Le récepteur s'immobilise à proximité du lieu où l'a surpris l'émission et répète ce signal. Il a été observé qu'à la suite de telles interruptions, il était difficile d'obtenir la reprise des comportements territoriaux avant un délai de quelques minutes (5 à 10).

Tableau 6 : Comportements induits par l'émission du signal d'alarme.

Comportement induit	Arrêt du comportement territorial	Resté au loin mais répond par le même signal	Taxies (positives ou négatives)	Pas de réaction nette
Fréquence d'occurrence	11	5	0	4

Total 20
(13 oiseaux)

Contrairement au précédent, ce signal paraît avoir une sémantique exclusivement liée aux situations en relation avec l'alarme et entrainant une immobilité absolue.

F - Signal accompagnant les échanges de nourriture.

Ce signal est émis par les jeunes oiseaux lors de leur gavage par les parents. Il peut également être entendu au cours des échanges de nourriture intervenant entre les deux partenaires du couple.

G - Signal accompagnant les combats.

Ce signal peut être émis lors de la phase ultime des combats territoriaux. Il accompagne les coups d'aile et de bec. En captivité, il a été observé que les individus juvéniles l'émettaient lors de rivalités relatives à une proie.

H - Signal d'appel du jeune.

Ce signal est émis par les jeunes alors qu'ils sont encore au nid si les parents tardent à les nourrir. Ultérieurement, après l'envol, il gardera une sémantique de contact tant avec les autres jeunes qu'avec les parents. Il disparaît progressivement du répertoire au cours du premier hiver (fig. 7c).

LE TERRITOIRE CHEZ LE ROUGE-GORGE.

I. - Définition du territoire.

Depuis longue date, le comportement solitaire du rouge-gorge a été reconnu. BURKIT (1924) et plus récemment LACK (1943) ont démontré expérimentalement que chaque individu défendait la zone où il s'était établi. En accord avec ces auteurs, le comportement du rouge-gorge peut être qualifié de territorial. Il correspond à la définition de NOBLE (1939) qui considère le territoire comme étant "une zone défendue". Beaucoup de définitions ont été proposées, mais seule cette dernière inclut l'ensemble des comportements territoriaux. Toutes reposent plus sur des faits éthologiques que sur des aspects topographiques ou écologiques et font état de relations interindividuelles aboutissant à l'isolement d'un oiseau (ou d'un petit nombre) sur une surface restreinte du biotope occupé par l'espèce. Selon la fonction que dessert ce territorialisme, on peut, avec MEISE (1930-1936) en reconnaître divers types : territoires d'appariement, de nidification, de perchage, de nourriture.Cette classification n'exclut pas qu'il puisse, chez certaines espèces, jouer simultanément ou consécutivement plusieurs de ces rôles. Il peut également subir des fluctuations dans le temps.

D'après les travaux de LACK (1943), il semble que le comportement territorial du rouge-gorge ait une signification exclusivement sexuelle. Aucune observation ne laisse supposer l'existence de tendances territoriales associées aux comportements de nourrissage. C'est ainsi qu'il est par exemple possible de capturer plusieurs individus dans une même trappe, chacun d'entre eux ne se nourrissant pas exclusivement dans leurs territoires respectifs. STEINBACHER (1953) a montré que chez le merle

(Turdus merula) les jeunes peuvent circuler impunément sur les territoires étrangers et même y être nourris par leurs parents. Les tolérances relatives aux comportements alimentaires ne peuvent être qu'avantageuses pour l'espèce car dans les cas de forte densité de peuplement la surface du territoire est insuffisante pour assurer la subsistance de toute la nichée. S'il existe une niche échologique riche en nourriture, il est profitable que tous les individus puissent circuler librement pour y avoir accès. Il apparaît donc que pour ce type de comportement, tout le biotope soit une zone neutre au sens qu'en donne HEDIGER (1953). Ce qui précède montre clairement que les comportements de défense territoriale ne sont induits de façon régulière que lorsque le rouge-gorge, au cours de ses déplacements, est perçu comme intrus. Pour qu'il ait cette valeur, des conditions de lieu sont nécessaires. Elles sont insuffisantes à elles seules, un comportement particulier doit y être associé. Ce dernier sera analysé au cours de ce chapitre.

II. - Aspect du territoire.

Au cours de la recherche de lieux propres à l'expérimentation, il a été remarqué qu'une végétation d'arbustes ou de buissons constituait un élément indispensable pour que le rouge-gorge puisse établir son territoire. Les paysages de vergers, jardins, bosquets, taillis, lui conviennent parfaitement et il y est abondamment représenté surtout lorsque le sol garde toute l'année son humidité. Il est apparu que chaque territoire comportait toujours trois éléments :

A - Une zone de buissons caractérisée par la densité de la végétation. L'oiseau y séjourne souvent et la défend vigoureusement.

B - Une zone sans végétation ou avec un tapis de graminées. Elle est nécessaire de par son rôle alimentaire mais n'est que faiblement défendue, ce qui permet de la considérer comme ne faisant pas réellement partie du territoire sexuel.

Les conditions A et B caractérisent les biotopes de lisières. Les densités de peuplement y étant plus élevées que partout ailleurs, il est permis de penser que ce type de paysage réalise les conditions optimales de vie pour le rouge-gorge.

C - Postes de chant. Ce sont des lieux de perchage situés à un minimum de deux mètres d'altitude (valeur la plus fréquente : 5 à 10 m.). Ils sont en général bien dégagés de la végétation environnante et répartis sur tout le territoire. Le rouge-gorge s'y rend pour émettre son chant et les défend vigoureusement contre les intrus.

III. - Postes de chant.

Parmi tous les perchoirs dont il dispose à pareille altitude, le rouge-gorge n'utilise que ceux d'où il est le plus visible pour les individus voisins. La valeur territoriale de tels postes ne semble pas devoir être mise en doute. Leur altitude assure un maximum d'efficacité tant à la signalisation optique qu'acoustique. Il a été vérifié expérimentalement que dans le biotope occupé par le rouge-gorge les fréquences élevées étaient absorbées par la végétation (fig. 8). Or, ces dernières jouent un rôle particulièrement important dans la signalisation acoustique de cette espèce (cf. chapitre relatif aux fréquences). La portée efficace du chant ne peut donc qu'être accrue s'il est émis et se propage au-dessus des éléments provoquant son absorption. C'est dans ces conditions que sa composition spectrale est la moins modifiée.

IV - Limites du territoire

La signalisation acoustique étant toujours associée aux comportements de délimitation du territoire, il est permis de se demander s'il n'est pas possible de trouver une relation entre l'établissement d'une frontière et l'atténuation du niveau acoustique global du signal qui est proportionnelle au carré de la distance. Exprimée en décibels, cette atténuation est de 3 dB chaque fois que la distance est doublée. La décroissance est donc tout d'abord très rapide pour devenir ultérieurement de moins en moins sensible. C'est ainsi que théoriquement, si l'émission a un niveau de 100 dB mesurés à 1 m., elle n'aura plus que 94 dB à 2 m. ; 88 dB à 4 m. ; 82 à 8 m. ; 76 à 32 m. ; 70 à 64 m. ; 64 à I28 m. ; etc... En pratique, les affaiblissements mesurés sont un peu supérieurs à ceux prévus par le calcul, mais l'allure générale du phénomène est similaire à ce que laissait prévoir la théorie (voir fig. 8). Si effectivement le chant perdait totalement sa valeur territoriale au dessous-d'un certain niveau, il serait difficile de fixer la distance correspondante avec exactitude, ceci, en raison de la forme même de la courbe d'atténuation. Si les limites d'un territoire (qui sont très précises) étaient établies selon ce mécanisme, il faudrait supposer :

1° que le signal perde brusquement sa valeur réactogène au-dessous d'un certain niveau. Ceci est contraire à ce qui a pu être observé (cf. chapitre sur les niveaux acoustiques).

2° que, de part et d'autre d'un seuil d'intensité, le déclenchement de la réaction suive une loi de "tout ou rien". Ceci est également contraire à ce qui fut observé au cours de l'expérimentation.

3°. que le récepteur puisse faire une mesure précise du niveau du signal. Peut-être a-t-il cette possibilité ? Dans l'affirmative, elle ne lui serait pas d'une grande utilité pour ce type de comportement puisque les conditions 1 et 2 ne sont pas remplies.

4° que le niveau d'émission soit constant, ce qui n'est pas, et connu du récepteur, ce qui est peu probable.

Ces considérations permettent de donner une interprétation de la valeur des postes de chant. Il apparait que le comportement acoustique (chants) prévient les agressions territoriales. Pour avoir un maximum d'efficacité, le signal ne doit pas avoir sa composition spectrale modifiée par le canal de transmission. L'altitude élevée des postes de chants concourt à ce résultat. Les signaux optiques dus à la mise en évidence de l'oiseau en divers points de son territoire complètent la signalisation acoustique en apportant un facteur de délimitation spatiale. Il est donc très avantageux que l'individu soit visible lorsqu'il occupe ses postes de chant.

L'examen du biotope permet, sans trop de risques d'erreur, de présumer s' il est ou non occupé par des rouges-gorges. Il est par contre difficile de prévoir à priori quelles sont les dimensions et les limites d'un territoire. En peuplement végétal homogène, elles résultent des pressions exercées par les individus voisins et sont plus sous la dépendance de faits comportementaux que topographiques. Ceci amène à dire que la taille d'un territoire dépend essentiellement de la densité de la population qui est elle même contrôlée par des facteurs alimentaires. Dans le centre de la France en un biotope favorable, tel qu'une lisière de bois, la surface la plus souvent rencontrée fut d'environ 2000 à 3000 m2, ce qui correspond approximativement à un territoire tous les 60 m. Les superficies les plus faibles sont de 1000 m2. La taille maximum que puisse atteindre un territoire est difficile à préciser car ils sont d'autant moins bien défendus qu'ils sont plus vastes. Le chiffre d'un hectare paraît correspondre aux plus grands qui aient été observés dans les zones peu peuplées où la compétition est faible (par exemple, en futaie). En Suisse, près du lac de

Neuchatel, SERMET (1964) a dénombré à proximité d'un chemin 10 nids sur une distance de 1700 m. soit en moyenne 1 tous les 170 m. ; les plus proches étant à 75 m. l'un de l'autre. Dans le sud de l'Angleterre, LACK (1943) indique 6 000 m2 comme surface moyenne du territoire, 1 600 étant un minimum et 12 000 un maximum. Cet auteur a également observé que d'année en année, les mêmes individus occupent les mêmes territoires dont les limites peuvent cependant subir quelques modifications.

LES COMPORTEMENTS TERRITORIAUX

1. - Spécificité des comportements territoriaux.

Les territoires ne sont en général défendus que contre des individus de la même espèce. Il y a cependant des exceptions et chez les Turdidés ORIANS et WILLSON (1964) signalent des combats interspécifiques parmi quelques espèces de traquets (Oenanthus). Le rouge-gorge limite son agressivité à ses semblables. Il peut cependant commettre des erreurs. Elles se distinguent aisément des véritables combats interspécifiques ou conspécifiques par une durée beaucoup plus brève (une à deux secondes) et un abandon brusque de ce comportement. Elles n'ont lieu que lorsque l'oiseau a son seuil de réactivité abaissé par une attaque en cours. C'est ainsi que le rossignol (Luscinia megarhynchos) est parfois poursuivi lorsqu'il vole dans le territoire. Sa taille, la coloration de ses ailes et de son dos, l'allure de son vol ne sont pas très différentes de celles d'un rouge-gorge. La méprise peut également être de nature acoustique. Nous avons observé des individus se retournant brusquement pour faire face à un rossignol hors de vue, mais émettant son chant. Dans tous les cas, le caractère accidentel et la fugacité de tels comportements leur enlève toute valeur et ne permettent pas de les considérer comme étant un acte de

défense vis à vis d'individus concurrents. Il est hautement probable qu'il s'agisse véritablement d'erreurs dont l'origine est de nature visuelle ou acoustique.

- Ce sont les mâles qui font l'objet des attaques, mais il arrive souvent à la fin de l'automne que la femelle soit expulsée du territoire. En cette saison, nous avons dû, dans quelques cas, enlever la femelle de la cage où elle était détenue en compagnie du mâle avec lequel elle s'était appariée. LACK (1943) signale également que quelques femelles détiennent et défendent un territoire à cette époque. Au cours de l'expérimentation, il a souvent été observé durant le mois de Septembre que deux oiseaux adultes venaient vers le haut-parleur, alors qu'au printemps il n'en vient jamais qu'un seul.

- Les jeunes sont tolérés jusqu'à la fin de l'automne sur le territoire qui les a vu naître, mais il arrive fréquemment qu'ils en soient expulsés temporairement lorsqu'ils s'approchent du haut-parleur diffusant le chant. Ce comportement qui devient de plus en plus fréquent à mesure que la saison s'avance est peut-être une anomalie due aux conditions expérimentales. Ne parvenant pas à voir l'intrus, le mâle reporte sur eux son comportement agressif. Il est permis de le supposer car LACK (1943) signale que les jeunes ne sont pas chassés par les parents et que c'est d'eux mêmes qu'ils se dispersent. En Novembre, ils sont totalement indépendants et se comportent comme les adultes. Il n'est pas rare qu'à cette époque ils cherchent à s'emparer du territoire parental au cours de véritables combats.

II. - Comportements déclenchant la réaction de défense territoriale.

Seul un individu ayant la valeur d'un intrus est attaqué et expulsé. Le simple fait d'être dans un territoire étranger n'est pas toujours un signal suffisant pour déclencher un combat, il

doit y avoir adoption d'un comportement de possession de territoire. Occuper un poste de chant est considéré comme tel par l'oiseau déjà établi en ce lieu, ce qui confère au nouveau venu le caractère d'un intrus. L'expérience le démontrant a été réalisée. Un rouge-gorge est mis dans une très petite cage ne lui laissant que peu de possibilités de mouvement. Placé au sol dans ces conditions, il ne provoquera qu'une attaque de faible intensité et de courte durée. Si cette même cage est suspendue à proximité d'un poste de chant, l'oiseau qu'elle renferme déclenchera immédiatement un vigoureux comportement d'attaque. La nourriture est essentiellement collectée au sol et un individu qui y circule ou volète à proximité n'est pas considéré comme ayant un comportement territorial. Sa présence sera très souvent tolérée. Il peut lui arriver d'être expulsé, mais dans ce cas, l'attaque n'est jamais vigoureuse et inlassablement il reviendra dans le territoire où il finira par être toléré. Cette persistance et ce "compromis" ne s'observent pas lors des comportements territoriaux où finalement il y a toujours un vainqueur et un vaincu, ce dernier étant définitivement expulsé. Si au cours de ses déplacements, lors de la quête de nourriture, le rouge-gorge s'élève trop au-dessus du sol il est immédiatement attaqué, le vol dans la dimension verticale ayant la valeur d'un comportement territorial. Il est possible de constater expérimentalement la différence de signification entre ces divers mouvements. Une cage d'un mètre de côtés et contenant un rouge-gorge est déposée sur le sol d'un territoire. Tant que l'oiseau prisonnier reste à terre ou circule à pied, sa présence est parfois tolérée, mais s'il vole dans la cage (pour tenter de s'échapper) il est immédiatement attaqué avec violence.

- Un intrus n'est pas caractérisé uniquement par des signaux

gestuels. Emettre le chant est un comportement territorial qui est suffisant, en l'absence de tout stimulus optique pour provoquer un combat. La preuve en a été fournie par cette observation de LACK (1943) qui a été maintes fois citée dans les travaux relatifs au territoire : "Le 27 mai 1937 un rouge-gorge errant, sans territoire se mit à chanter sur le territoire d'un mâle qui y résidait depuis longue date. Ce dernier, bien que situé à l'autre extrémité de son territoire, se mit promptement à chanter en réponse. Le nouveau venu (qui ne pouvait pas encore savoir qu'il se trouvait sur un territoire occupé) se mit à chanter. Le propriétaire, qui dans cet intervalle, s'était rapproché chanta de nouveau. Le nouveau venu rechanta, le propriétaire s'approcha de nouveau et répliqua plus vigoureusement. Ce processus se répéta deux fois encore, le propriétaire émettant finalement un chant violent à quinze mètres de là, mais toujours caché par un épais buisson. A ce stade, le nouveau venu prit son vol devant un rival qu'il n'avait jamais vu et ne reparut pas". C'est cette particularité comportementale qui a été mise à profit pour réaliser l'étude de la valeur réactogène des différents paramètres du chant, à l'aide d'un haut-parleur diffusant le signal et en dehors de tout stimulus optique.

III - Hiérarchie entre signalisation optique et acoustique.

Il était intéressant d'établir la hiérarchie entre les signaux optiques et acoustique par une expérience comportant un choix de la part de l'individu récepteur. Un haut-parleur diffusant le chant fut placé à un mètre d'un rouge-gorge empaillé, ce dernier étant installé à proximité d'un poste de chant. Il a été observé que la réaction de défense induite dans ces condi-

tions est plus vigoureuse que lors de l'emploi isolé de l'un ou l'autre mode d'attaque du territoire. C'est tout d'abord le haut-parleur qui est attaqué, puis vient le tour du leurre dès que l'émission est interrompue. Si le chant est alors réémis, l'oiseau se porte alternativement vers le haut-parleur et vers le leurre, mais l'agressivité vis-à-vis de ce dernier est beaucoup plus forte que celle observée en l'absence de signal acoustique. Cette expérience montre que dans un premier temps le signal acoustique prévaut sur celui émanant d'un leurre immobile. Ultérieurement, le seuil d'agressivité étant abaissé, les deux types de signaux ont une valeur équivalente. La légère prédominance du signal acoustique ne semble pas devoir être retenue en raison de la trop grande dissemblance dans la manière dont ces deuxsignaux ont été présentés à l'individu récepteur. Le leurre est un signal qui peut être qualifié de passif, de monotone. Il demeure semblable à lui-même tout au long de l'expérience et est plus sujet à habituation que le signal acoustique qui se modifie dans le temps et a laparticularité d'apparaître et de disparaître brusquement. C'est donc un facteur qui de par la soudaineté de son apparition est plus susceptible d'induire un comportement que ne l'est un signal monotone. Seule la dernière phase de l'expérimentation a réellement une valeur pour l'interprétation d'un choix. Le récepteur a acquis une certaine accoutumance à ces deux stimuli. Il y réagit d'une façon équivalente et ne choisit pas l'un au détriment de l'autre. Il est indéniable que leurs effets respectifs s'ajoutent, ce qui concourt à induire un comportement d'attaque dont les diverses phases se succèdent très rapidement. Une telle expérience ne peut être prolongée au delà de quelques minutes (5 à 10) car le défenseur du territoire, bien que restant dans la zone d'expérience, cesse de combattre. Elle peut cependant être répétée après un certain

laps de repos mais une accoutumance apparaît et les attaques deviennent plus brèves, moins vigoureuses et finissent par ne plus se produire. En moyenne, on ne peut obtenir ce comportement plus de deux à trois fois consécutives. Il y a cependant une grande variabilité selon les individus, certains étant plus agressifs que d'autres. Le fait de supprimer le signal optique accompagnant celui diffusé par un haut-parleur ne modifie pas les qualités du comportement territorial de l'oiseau récepteur. La seule différence qui n'est observable que chez quelques individus seulement consiste en une succession moins rapide des différentes phases de la réaction de défense. Dans son ensemble, elle s'effectue selon un rythme plus lent. Dans ces conditions, l'accoutumance est plus tardive et ne se manifeste de façon notoire qu'après 5 diffusions consécutives (chiffre moyen). Il apparaît que la réaction est d'autant plus dense dans le temps que la signalisation est plus complète. En contre-partie, l'accoutumance est plus précoce. Ce résultat montre que le rouge-gorge est capable d'évaluer et de mémoriser le degré d'agressivité d'un adversaire et d'y adapter son propre comportement. Ceci pose le problème de la reconnaissance interindividuelle chez cette espèce. Elle peut reposer sur des informations d'origine acoustique ou visuelle ou une combinaison de ces dernières. LACK (1943) signale que lors de la formation du couple, la femelle est tout d'abord attaquée par le mâle puis progressivement sa présence induit de plus en plus rarement des comportements d'attaque. Finalement il lui est possible d'évoluer dans tout le territoire. Ses mouvements étant rarement accompagnés de signaux acoustiques, il nous est permis de conclure que cette reconnaissance individuelle peut s'effectuer uniquement à partir de caractères morphologiques ou gestuels, bien qu'il n'y ait pas de dimorphisme sexuel chez cette espèce.

IV - Reconnaissance acoustique interindivuelle chez le rouge-gorge.

Du point de vue acoustique seul, la reconnaissance entre individus adultes a pu être établie chez quelques espèces (Corvidés, LORENZ (1931 - 1935) ; Laridés, THORPE (1956). TSCHANZ (1964) a démontré que depuis son plus jeune âge le poussin du guillemot de Troil (Uria aalge) était capable de reconnaître le cri du contact émis par ses parents. MULLIGAN (1963) qui a particulièrement étudié le chant du moineau chanteur d'Amérique (Melospiza melodia) suggère que le grand nombre d'éléments constituant les chants est un facteur facilitant l'identification des individus chez les espèces ayant un comportement territorial. Cette remarque pourrait s'appliquer au rouge-gorge. Il est certainement avantageux pour l'oiseau de pouvoir identifier individuellement les individus établis dans les territoires limitrophes dont la concurrence potentielle est moins forte que celle des nouveaux venus, qui, étant erratiques cherchent à s'emparer d'un territoire. Ce phénomène réalise une économie d'énergie non négligeable en réduisant le nombre des comportements de défense. L'acoustique est le canal le mieux adapté à la transmission de cette information puisqu'il reste effectif à grande distance. Il ne nécessite pas la vue directe qui est souvent très limitée dans le biotope touffu occupé par le rouge-gorge. Pour déterminer si cette reconnaissance individuelle entre mâles voisins avait lieu chez cette espèce, l'expérimentation suivante a été réalisée : Soient deux individus mâles A et B établis dans deux territoires limitrophes (fig. 9) chacun d'entre eux émet son chant sans que l'autre ne montre de réaction particulière, chacun se comportant indépendamment de son voisin. La diffusion par haut-parleur du chant d'un individu C, étranger à la zone d'expérimentation modifiera ces comporte-

ments de la manière suivante : Le chant C diffusé dans le territoire A provoque l'attaque du haut-parleur par l'individu A. De plus B se porte en direction du lieu où s'effectue lecombat entre A et C, mais reste en deça de sa frontière. Il montre les signes de l'ébauche d'un comportement d'attaque. Le nombre de ses chants s'accroît et il change fréquemment de place (fig. 9_1) et occupe successivement tous les postes de chant bordant sa frontière avec A (comportements agonistiques). Si la diffusion a lieu à la limite des territoires (fig. 9_2), C est attaqué alternativement par chacun des deux mâles. Si A est supprimé expérimentalement et si le chant C est diffusé dans son territoire (Fig. 9_3) le comportement de B est identique à celui rapporté dans le cas de la fig. 9_1. En dehors de toute intervention expérimentale, les comportements des individus A et B n'avaient pas de grandes influences réciproques. Ils étaient relativement indépendants l'un de l'autre. Au cours de l'expérience I il peut être supposé que si B réagit, c'est uniquement en raison d'un panurgisme comportemental déclenché par A. Cette supposition est erronée comme le montrent les résultats des deux autres expériences. Dans le cas 2, l'individu C est très violemment attaqué par les deux oiseaux. Il est l'élément déclencheur du combat qui n'a lieu que très épisodiquement entre A et B. L'expérience 3 est encore plus probante. La réaction de B n'est pas du panurgisme induit par A puisque cet individu a été supprimé. De plus, l'intrus n'est même pas dans le territoire de B. Le comportement de ce dernier prouve donc bien que C a été reconnu, de par son chant, comme un individu étranger au voisinage. Le rouge-gorge est donc capable de reconnaître et de mémoriser le chant propre à chacun de ses voisins.

V. - Description des stades successifs du comportement de défense territoriale.

- Le territoire est défendu selon un enchaînement de comportements qui sont spécifiques au rouge-gorge et parmi lesquels il a été distingué cinq stades. Les échanges de signaux sont généralement suffisants pour établir une hiérarchie entre les deux antagonistes sans qu'il y ait de véritables combats. Le plus faible se retire. Il est de règle que ce soit l'intrus qui capitule au profit de celui qui est déjà établi dans le territoire. Par conséquent, un même individu adoptera l'un ou l'autre de ces comportements selon qu'il est ou n'est pas dans son territoire. Il y a cependant des exceptions résultant de différences individuelles dans le degré d'agressivité. C'est ainsi que des nouveaux venus réussissent parfois à s'emparer de territoires déjà occupés. Pour sa défense, le rouge-gorge utilise l'association de signaux gestuels et acoustiques. L'attaquant use de même et s'il est persévérant peut triompher de la défense qui lui est opposée. Pour obtenir ce résultat, il semble que la signalisation acoustique seule soit insuffisante, tout au moins au printemps ou en automne. Expérimentalement, il nous a été impossible de provoquer l'abandon d'un territoire au moyen d'un haut-parleur diffusant des signaux d'attaque ou de combat. Une accoutumance finit par apparaître et les attaques deviennent de moins en moins vigoureuses, puis cessent.

1 - Le premier stade de la chaîne des comportements de défense consiste, pour l'oiseau, à émettre le chant normal, immobile de l'un de ses postes de chant. C'est plus un comportement d'affirmation de possession de territoire qu'une attitude de défense. Il n'est cependant pas sans valeur, car en son absence,

le territoire est immédiatement (de 24 à 48 h.) annexé par les individus voisins.

2 - Le deuxième stade s'observe dès qu'un autre rouge-gorge pénètre et vole dans le territoire. Il le poursuit en vol et se perche à distance en émettant le chant normal qui, progressivement, se modifie comme suit : Le rythme interne est accéléré. Quelques motifs sont imités de ceux du chant de l'adversaire. La dynamique devient plus irrégulière et le maximum d'énergie acoustique se trouve reporté dans les notes de fréquences élevées. Si l'intrus se retire, le défenseur revient progressivement à un comportement de calme, mais longtemps encore son chant gardera un taux élevé (de 10 à 12 chants par minute pour finalement se stabiliser à 5).

3 - Si l'attaque persiste, un troisième stade de défense apparaît. L'occupant se perche de plus en plus près de l'intrus, émet un chant très long de bas niveau avec de rares pauses. Au fur et à mesure que se développe ce comportement le défenseur devient de moins en moins mobile et ébauche des parades. Si l'intrus vient à se retirer, il continue encore quelques instants son même type de chant, mais très rapidement l'énergie contenue dans les fréquences hautes diminue puis l'oiseau se perche immobile au poste de chant situé le plus près du lieu où se trouvait l'intrus avant son départ. Son chant revient progressivement à ce qu'il était avant le combat.

4 - En cas de persistance de l'attaquant, il apparaît un quatrième stade de comportement de défense. Le signal acoustique émis est le chant de combat. Il est accompagné de parades qui consistent à se percher à quelques décimètres de l'agresseur en lui faisant face afin de lui présenter la tache rouge bordée

Tableau 7 : Enchainement des comportements de défense territoriale.

Stades successifs.	Signalisation gestuelle	Signalisation acoustique
1er	Immobile à un poste de chant	Chant de possession du territoire.
2ème	Poursuite à distance, occupe successivement plusieurs postes de chant.	Chant plus fort, rythme plus rapide. Imitations du chant de l'adversaire.
3ème	Se rapproche de l'intrus.	Chant de bas niveau avec nombreux motifs.
4ème	Parades à proximité de l'intrus.	Chant de combat.
5ème	- Idem - + coups de bec.	- Idem - + cris de bataille.

de blanc qui orne son poitrail et a valu son nom à l'espèce. Il s'efforce de lui en présenter la surface maximum et adapte sa posture à la situation spatiale de l'intrus qui peut être perché au même niveau que lui, en-dessus ou en-dessous. (Fig. 10). Ce comportement est à rapprocher de celui décrit par TINBERGEN chez la mouette rieuse (Larus ridibundus) qui, au sol, menace ses adversaires en leur faisant face tête baissée, ce qui rend très visible son capuchon céphalique noir. LACK (1943) signale que les différences individuelles de comportement affectent les parades qui se déroulent selon deux types. Il semble que chaque individu ait adopté l'un à l'exclusion de l'autre. Dans un premier cas, il y a un balancement latéral lent et rythmique de la poitrine, les tarses restant immobiles. Dans l'autre au contraire, les mouvements sont saccadés, irréguliers et accompagnés de trépignements. Ces parades peuvent revêtir un caractère modéré ou violent selon le comportement de l'intrus et la combativité du défenseur. Au cours de l'expérimentation, il a pu être observé de nombreux exemples de la variabilité individuelle des comportements de défense. C'est ainsi que selon les oiseaux il y a prédominance tantôt de la signalisation acoustique, tantôt de la signalisation gestuelle.

5- Un cinquième stade est rarement atteint. C'est celui du combat véritable. En plus des parades et du chant de combat qui prennent alors un caractère très violent, il apparaît des cris d'attaque accompagnés de heurts et de coups de bec.

Le tableau 7 résume ces comportements.

- Le mâle occupe son territoire toute l'année mais le défend avec une vigueur qui varie selon les saisons. Le graphique a

de la fig. 7 page montre que ce comportement passe par deux maxima ; un premier en automne, lorsque s'achève la mue, puis un second à partir du moment où a lieu l'appariement. LACK (1943) indique que la femelle participe également à la défense du territoire tant en automne qu'au printemps. Toutefois, en cette saison, son agressivité est un peu moindre que celle du mâle. Au cours de l'expérimentation, il a été observé un comportement automnal conforme aux descriptions de LACK. Par contre, au printemps, il n'a jamais été vu qu'un seul membre du couple attaquer le haut-parleur. L'autre individu s'est parfois trouvé fortuitement à sa proximité mais n'a jamais montré de comportement agressif. Ne mettant pas en doute le bienfondé des observations de LACK, il peut être supposé qu'au printemps le stimulus acoustique seul est insuffisant pour induire le comportement territorial chez la femelle. Qu'il puisse le déclencher en automne serait, comme l'apparition du chant, une conséquence de la masculinisation que subit la femelle en cette saison.

VI. - Imitation intra-spécifique et désignation individuelle.

D'après nos observations, chez le rouge-gorge, lorsqu'un nouveau venu (ou un haut-parleur) émet le signal territorial, il induit ou accroît le taux des chants chez tous les individus occupant des territoires voisins du lieu de l'émission. En règle générale, il n'y a qu'un seul oiseau qui imite l'intrus. C'est celui dont le territoire est attaqué (fig. 11). Cette imitation, bien que n'ayant pas toujours lieu, est particulièrement bien perceptible pour l'expérimentateur lorsque le signal diffusé est un chant ayant subi une altération. Un tel comportement est limité aux premiers stades de la réaction, lorsque les deux antagonistes sont distants et le plus souvent hors de vue l'un de l'autre. Ultérieurement, lorsqu'ils se sont rapprochés, les imitations

cessent et les deux oiseaux se faisant face adoptent la signalisation gestuelle typique de ce stade comportemental. Cette imitation n'a lieu que lorsque les deux antagonistes sont distants l'un de l'autre, donc ayant peu de chance de se voir. L'échange de signaux visuels est alors aléatoire. On peut penser qu'au moyen de cette imitation le défenseur a la possibilité de désigner personnellement l'individu qu'il combat. Ce procédé est d'autant plus efficace que le répertoire de l'espèce est plus étendu. Dans ce cas il y a très peu de probabilités pour que deux individus émettent un même chant au même lieu et au même instant. Le rouge-gorge bénéficie de cette situation avantageuse en raison de la grande variabilité intervenant dans la composition de ses chants. L'agresseur percevant une imitation de son propre chant a donc la possibilité d'être informé que c'est vers lui qu'est dirigé le comportement de défense. Jusqu'à ce jour, il n'a pas été apporté de preuve directe de l'intégration de cette information, par le récepteur. Il est toutefois permis de penser qu'elle est effectivement réalisée. Puisque la reconnaissance interindividuelle est possible chez le rouge-gorge, sans le secours de la vue, il est probable que l'individu ait également la possibilité d'identifier son propre chant, comme le fait une espèce canadienne, l'oiseau des fours (Seiurus aurocapillus) qui elle aussi a un comportement territorial très marqué (STENGER et FALLS, 1959). Au cours des luttes territoriales, la désignation de l'adversaire ne peut qu'être avantageuse pour l'espèce, car elle limite le conflit à deux oiseaux et réduit la perturbation apportée chez les individus détenteurs des territoires voisins. Cet avantage est d'autant plus marqué que le phénomène de désignation intervient précocement dans les luttes territoriales. L'existence de cette désignation est certaine dans la phase terminale des combats, lorsque les deux adversaires posturent face à face. Il n'est donc pas impensable

que l'imitation, qui cesse lorsqu'apparaissent ces postures, soit le premier mode de désignation utilisé par le défenseur. Le troglodyte (Troglodytes troglodytes), le rossignol (Luscinia megarhynchos), le pinson (Fringilla coelebs) imitent, dans les mêmes circonstances que le rouge-gorge, avec probablement la même sémantique. Ce procédé apparaît donc être commun à plusieurs espèces.

Quelques comportements d'imitation intraspécifique peuvent, chez d'autres espèces, être également envisagés sous cet angle, c'est-à-dire que nous leur reconnaissons le pouvoir d'établir une liaison directe et exclusive avec un autre individu. Le comportement mis en cause peut être d'ordre territorial mais ne pas aboutir comme chez le rouge-gorge à un combat. GWINNER et KNEUTGEN (1962) ont décrit ce phénomène chez le schamama (Copsycus malabaricus). Ordinairement, la femelle ne chante pas ou peu. Quand elle le fait, elle émet un signal parfaitement reconnaissable qui est moins diversifié que le chant du mâle. Lorsque son partenaire s'éloigne, elle imite son chant. Percevant son propre chant dans son territoire, il répond par une réaction de défense et se dirige vers le lieu d'émission (c'est-à-dire vers sa femelle). Son comportement d'abord agressif se modifie immédiatement. Il ne tarde pas à émettre le chant de cour. Le comportement induit n'est pas une taxie négative, comme chez le rouge-gorge, mais au contraire une attraction qui a pour résultat final le rapprochement des deux partenaires. THORPE (1965), expérimentant sur des pies grièches africaines du genre Laniarius donne des exemples de cette liaison acoustique, limitée à deux individus qui peut également être interprétée comme une désignation du partenaire. Ces oiseaux, dont le chant ne paraît pas avoir de sémantique territoriale, pratiquent le duo vocal. Les

deux membres du couple, à la suite d'un apprentissage mutuel développent un répertoire qui leur est propre. Lorsque les deux oiseaux sont séparés, l'un commence un chant et s'interrompt. L'autre le termine. Seul le partenaire peut compléter la portion manquante. Il termine le chant selon le temps ou le thème propre du couple, ce que ne peut pas faire un étranger. Ce type de signalisation permet donc de maintenir une liaison entre deux individus parmi beaucoup d'autres, et ce, sans le secours de la vue.

- Les exemples d'imitation intraspécifique rapportés ci-dessus sont relatifs à des comportements aboutissant à des résultats très divers. Ils n'ont de commun que le fait d'établir une liaison directe entre deux individus qui peuvent, pour le comportement envisagé, être associés temporairement (cas du rouge-gorge) ou plus durablement (cas du couple). Ils utilisent une partie de la totalité du vocabulaire de l'espèce et font appel à un phénomène de mémorisation intervenant dans un laps de temps court (cas du rouge-gorge) ou long (cas du couple). L'utilisation d'une partie seulement du répertoire, le reste étant temporairement délaissé, crée un canal d'échange qui ne relie que ces deux oiseaux, laissant les autres en dehors. L'imitation est le phénomène responsable de l'orientation de ce canal d'un individu vers l'autre et non vers tous les autres. Il est donc possible, dans ce cas, de la considérer comme un comportement de désignation.

VII. - Variation saisonnière et nychtémérale du comportement de défense territoriale.

En plus des fluctuations saisonnières, l'agressivité du mâle

varie selon un cycle diurne. C'est ce que font ressortir les résultats expérimentaux ci-dessous relatifs à au moins trois taxies positives consécutives, obtenues par la diffusion du chant normal au moyen d'un haut-parleur placé dans le territoire (fig. 12). Au printemps, il a été obtenu dans ces conditions, un total de 408 taxies. Durant les 5 premières heures du jour le nombre moyen de taxies pour chaque tranche d'heure est compris entre 5 et 6 par oiseau. A partir de la 6ème heure, il s'abaisse brusquement à 3. Il est voisin de 1 ou de zéro au milieu du jour et remonte brusquement à 4 - 5 taxies à partir de la 5ème heure précédant le coucher du soleil pour cesser totalement à la tombée de la nuit. Le matin, la réactivité des oiseaux est donc un peu plus forte que le soir. En automne (août et septembre) il a été observé 373 taxies. Durant les 5 premières heures du jour, le nombre moyen de taxies est de 5 puis il tombe à 3 à partir de la 6ème heure et décroit ensuite pour remonter brusquement à 4 ou 5 au cours de la 3ème heure précédant le coucher du soleil. A la fin de la période automnale d'activité (première moitié d'octobre) durant laquelle 84 taxies ont été obtenues, il a été constaté que le chiffre moyen est de 5 taxies durant les 2 premières heures. Le soir, la reprise du comportement de défense n'a lieu qu'une heure avant le coucher du soleil, avec un nombre moyen de 4 taxies par oiseau. A partir de la mi-octobre, les réactions matinales s'observent moins de 3 fois consécutives et sont rares le soir. On voit apparaître de plus en plus précocement une accoutumance rapide puis une inefficacité totale de la plupart des signaux naturels ayant subit une altération, bien que ces derniers aient une valeur réactogène lorsqu'ils sont émis au printemps ou en automne. Les chiffres donnés ici ne signifient pas que le territoire n'est pas défendu en dehors des heures extrêmes de la journée mais que le seuil de réactivité

des oiseaux récepteurs est trop élevé pour qu'il soit obtenu au moins trois réactions consécutives chez un même oiseau, condition nécessaire pour qu'il soit possible d'effectuer le type d'expérimentation entrepris. La fig. 12 montre qu'indépendamment de la saison ce sont au cours des heures proches du lever et du coucher du soleil que l'agressivité est maximale, son minimum se situant au milieu du jour. Elle est toujours un peu plus forte le matin que le soir. Après 6 expériences (nombre maximum moyen) il apparaît toujours une accoutumance qui oblige à interrompre l'expérimentation sur un même oiseau. Elle subit l'influence de la saison et apparaît d'autant plus rapidement que l'on s'éloigne de l'aube ou du crépuscule ou que décline l'activité sexuelle. Ce sont les réactions vespérales qui sont le plus affectées par cette évolution.

VIII. - Influence des facteurs météorologiques sur les comportements territoriaux.

En raison des variations individuelles, il a parfois été rencontré des oiseaux chez qui le comportement de défense de territoire était très peu accentué. Ce peu de réactivité peut également être dû à des facteurs physiologiques, mais il n'est que temporaire et n'affecte que les individus ayant atteint ce stade particulier. Le phénomène dont il est question ici est beaucoup plus général. Il affecte l'ensemble de la population. Certains jours il n'est pas possible d'induire plus qu'une ébauche de réaction territoriale, même si les expérimentations consécutives portent sur plus de 10 oiseaux. Il a toujours été observé que ce comportement affectait tous les individus d'une région. C'est ainsi que, par exemple, le 3 Septembre 1963, au cours d'une expérimentation effectuée dans le Jura, entre 7 et 10 heures, sur un parcours de 60 km, 8 individus ont été soumis à l'expérience.

Aucune réaction territoriale n'a été obtenue. Dans la plupart des cas, les mêmes individus qui tel jour n'avaient pas réagi se montraient très agressifs le lendemain ou les jours suivants. La fugacité et la généralité de ce phénomène invitent à penser qu'il est sous la dépendance de facteurs externes car eux seuls peuvent agir sur tous les individus, quelles que soient les particularités de l'état hormonal de chacun d'eux. L'examen des résultats expérimentaux fournis par 370 oiseaux durant les années 1961 et 1962 ne permet pas d'établir de corrélation entre la lunaison et les comportements induits. On est donc tenté d'attribuer ces fluctuations à un facteur météorologique. A l'appui de cette hypothèse on peut citer les travaux de NICE (1937). Pour que le chant du moineau chanteur américain (Melospiza melodia) soit émis, le seuil hormonal de déclenchement doit être d'autant plus bas que la température décroit. Cependant, conformément à ce que nous avons observé sur le rouge-gorge, SCHEER (1952) indique que la température n'a pas d'influence sur le chant matinal. Selon ALFORD (1925) elle n'est qu'un phénomène d'importance secondaire pour la grive draine (Turdus vicivorus) qui est surtout sensible aux rafales de vent . Chez le rouge-gorge, il n'est pas possible d'établir de corrélation entre le comportement et chacun des facteurs météorologiques considérés isolement. L'effet observé demeure le plus souvent imprévisible, ce qui laisse supposer qu'il doit être sous la dépendance de plusieurs paramètres météorologiques. Le silence "inexplicable " de quelques espèces, malgré un temps apparamment favorable a été également signalé chez "tous les oiseaux", (MESSMER, 1956), chez la mésange charbonnière (Parus major) GOMPERTZ, (1961). Il a cependant été remarqué que le rouge-gorge ne chantait pas spontanément (et ne réagissait que très faiblement à la diffusion de ce signal) lorsque la température subissait une chute brusque accompagnée d'un ciel couvert ou d'un vent froid. Une pluie intermittente ou les varia-

tions barométriques sont sans influence. Des observations analogues ont été faites sur d'autres espèces. Le froid associé à la pluie rend silencieux le passereau américain (Ammodramus savannarum) (SMITH 1959). Le vent associé au froid a le même effet sur quelques grives. S'il est associé à la pluie, il n'a que très peu d'action sur le rossignol (Luscinia megarhynchos), et le rouge-gorge (ALFORD, 1925). Chez l'alouette (Alauda arvensis) un abaissement de la température, une pluie ou un vent fort, un ciel couvert, font cesser le chant de vol. Une brusque apparition du soleil, consécutive à une pluie, augmente, durant 15 minutes, le taux d'émission du chant (DELIUS, 1963).

Il apparait donc que pour le rouge-gorge, comme pour beaucoup d'autres oiseaux, l'action conjuguée de plusieurs facteurs météorologiques, différents selon les espèces, peut avoir une influence sur l'état psychologique des individus récepteurs.

ETUDE DE LA VALEUR REACTOGENE DE DIFFERENTS PARAMETRES PHYSIQUES DU SIGNAL TERRITORIAL.

Les résultats relatifs à l'analyse physique des différents paramètres du chant de territoire ont été rapportés dans un chapitre antérieur. Il a été montré que certains d'entre eux avaient des valeurs très variables. D'autres, au contraire, étaient remarquablement stables. Expérimentalement, il sera réalisé des variations qui, le plus souvent, ont été portées au-delà de leurs limites naturelles afin de déterminer la valeur réactogène du paramètre affecté. La première partie de cette expérimentation consistera à dégrader le signal naturel. Une deuxième partie constituera la contre expérience de la précédente. Le signal sera progressivement reconstitué par voie entièrement synthétique, en faisant exclusivement appel à des sons d'origine électronique.

I. ETUDE DE LA SYNTAXE

A. ETUDE DE LA SYNTAXE AU NIVEAU DE LA SEQUENCE.

Il est rappelé ici pour mémoire que la séquence est composée d'une suite de chants séparés par des silences (ces derniers représentent 50 à 70 % de la durée totale). Les chants étant très diversifiés, il était pensable qu'il y eut entre eux des dispositions syntaxiques réactogènes responsables de la signification territoriale du signal.

a. Modifications apportées au signal naturel. Valeur réactogène des signaux altérés.

. Expérience I_a - Inversion temporelle.

L'ensemble de la séquence a été temporellement inversée (inversion du sens de lecture du ruban magnétique). Dans 65 % des cas la réaction induite par un tel signal s'est révélée être semblable ou identique à celle provoquée par le chant non inversé pris comme témoin. (31 Expériences).

. Expérience I_b - Redistribution temporelle.

Les 15 chants composant une séquence ont été isolés les uns des autres et redistribués au hasard. La séquence ainsi reconstituée a un pouvoir réactogène qui est le même que celui de la séquence témoin.

. Expérience I_c - Isolement d'un chant.

A partir de 4 séquences choisies au hasard et émises par 4 oiseaux il a été prélevé 4 chants également choisis au hasard et comportant respectivement 5,5,4 et 3 motifs. Ils ont été diffusés séparément au cours de 4 séries expérimentales mais chacun d'entre eux fut émis d'une manière répétitive afin de conserver une densité normale de signaux par unité de temps. Pour chacune des séries de signaux comportant 4 ou 5 motifs, il a été observé un pouvoir réactogène de 88 % de la normale (voir tableau 12. Expérience I_c). Ce chiffre est de 25 % pour le chant constitué par 3 motifs.

b. Discussion des résultats.

THIELCKE (1962), expérimentant sur le grimpereau des jardins (Certhia brachydactyla) dont le chant est beaucoup moins variable que celui du rouge-gorge, a montré que l'inversion temporelle détruit la valeur réactogène du signal dans environ 95 % des cas. Chez le rouge-gorge cet affaiblissement est beaucoup moindre (35 %) (expérience I_a). Le résultat d'une telle expérimentation est difficile à interpréter et ne peut pas à lui seul apporter de renseignements relatifs à l'existence, entre les chants, d'une syntaxe ayant une valeur informative. En plus du facteur étudié, trop d'autres paramètres ont été simultanément altérés. (La syntaxe interne de chaque chant est inversée, le sens des modulations de fréquences est modifié, il en est de même de la répartition de la dynamique). L'intérêt d'une telle expérience est surtout de montrer que le signal du rouge-gorge peut supporter un grand nombre d'altérations mais que ces mêmes modifications peuvent, chez d'autres espèces, détruire l'information du signal. D'une espèce à l'autre ce ne sont donc pas obligatoirement les mêmes paramètres physiques qui ont une valeur réactogène.

L'expérience I_b démontre très clairement qu'il n'y a pas de syntaxe entre les chants composant une séquence et que le choix d'un chant n'est pas influencé par la composition de celui qui le précède, ou que tout au moins si un tel phénomène existe il n'a pas de valeur dans la signification territoriale du signal. Une restriction peut cependant être faite. Cette absence de syntaxe pourrait être attribuée à la présence dans la séquence d'au moins un chant ayant une valeur "privilégiée", c'est-à-dire transmettant à lui seul toute l'information, les autres en étant dépourvus. Si une telle hypothèse était confirmée, il est bien évident que tout arrangement comportant ce signal "privilégié" aurait une valeur pour l'individu récepteur. Cette hypothèse est à rejeter car l'expérience I_c montre que tous les chants utilisés ont un pouvoir réactogène analogue. Choisis au hasard, il semble peu probable qu'il n'ait été tiré que des signaux privilégiés. En plus de cette expérimentation, il a été très souvent observé, au cours de la diffusion des chants normaux servant de témoin, que le rouge-gorge réagissait dès le début de l'émission, quel que soit le choix, dans la séquence, du premier chant réémis. Il apparaît donc qu'il n'y a pas de chants privilégiés. Etant tous équivalents, ils sont interchangeables. Ceci confirme l'interprétation donnée pour les résultats obtenus en I_b. Les résultats fournis par I_c montrent également que toute l'information (ouppresque : 98 %) est contenue dans chacun des chants ayant au moins 4 motifs. Cette légère perte de réactivité est attribuable à un manque de diversité entre les chants composant la séquence artificielle. Cette notion de diversité entre les éléments du signal, qui n'apparaît ici que d'une façon discrète, sera retrouvée lors de l'étude faite au niveau des chants.

B. ETUDE DE LA SYNTAXE AU NIVEAU DU CHANT.

Une première série d'expériences doit permettre de déceler l'existence éventuelle de motifs "privilégiés". S'il n'en est pas ainsi, c'est-à-dire si les motifs sont tous équivalents, on devra déterminer la taille minimale de l'élément réactogène et y

rechercher une syntaxe, puis en préciser les lois, ce qui amène à procéder à une série d'expérimentations dans laquelle on a examiné différentes combinaisons dont la filiation est représentée par le tableau ..

a. Modifications apportées au signal naturel. Valeur réactogène des signaux altérés.

. Expérience I_d - Ablation des trilles (tableau 8).

9 chants ont été groupés afin de constituer une séquence. Ils ont été choisis car ils contenaient tous des trilles. Ces dernières ont été enlevées et remplacées par un silence d'une durée équivalente. Les chants ayant subi cette ablation ont un pouvoir réactogène identique à celui du signal normal.

. Expérience I_e - Transposition en fréquence des motifs terminaux de chaque chant d'une séquence (tableau 8).

Les motifs finaux de 9 chants ont été transposés en fréquence et élevés de 2 kHz, ce qui leur a fait perdre leur caractère de motifs de type bas. Les chants ayant subi cette modification conservent une valeur réactogène identique à celle de la séquence non modifiée prise comme témoin.

. Expérience I_f - Ablation des motifs terminaux (tableau 8)

Les chants déjà utilisés au cours de l'expérience I_e ont pu être amputés de leurs motifs finaux sans que leur valeur réactogène en soit diminuée.

. Expérience I_g - Isolement du motif (tableau 8).

Des motifs ont été isolés et diffusés d'une façon répétitive. Le Chant obtenu était constitué par un seul motif et peut se représenter graphiquement par - (M) -. 5 séries d'expériences ont été ainsi réalisées, 2 avec des motifs hauts, 3 avec des motifs bas. Dans de très rares cas (5 %) il a pu être observé une ébauche fugace de réaction. Etant donné la brièveté et la

Tableau 8 : Résultats expérimentaux obtenus lors de l'étude de la syntaxe au niveau du chant.

Signal soumis à l'expérience	n° d'expérience	Nature de la Réponse						
		Bonne +	Moyenne +/-	Faible -	Nulle 0	Somme de + et +/- exprimée en %	Nombre d'épreuves	Nombre d'oiseaux
Ablation des trilles	I_d	14	4	2	-	90	20	8
Motif final (+ 2 kHz)	I_e	18	5	1	-	96	24	15
Motif final enlevé	I_f	11	2	-	-	100	13	9
Motifs isolés (M)	I_g	-	-	1	20	0	21	11
$(M_1 M_2 M_3 M_4 M_5)$	I_h	14	8	2	-	92	24	18
$(B_1 B_1 B_1 B_1 B_1)$	I_i	-	-	1	12	0	13	12
$(H_1 H_1 H_1 H_1 H_1)$	I_j	-	-	2	10	0	12	9
$(B_1 B_2 B_1 B_2 B_1 B_2)$	I_k	-	-	4	6	0	10	10
$(B_1 B_2 B_3 B_4 B_5)$	I_l	7	9	10	5	52	31	24
$(H_1 H_2 H_3 H_4 H_5)$	I_m	9	10	9	6	56	34	19
$(H_5 B_1 H_1 B_3 H_4)$	I_n	19	9	3	-	90	31	22

rareté de ces comportements, il est permis de considérer comme nul le pouvoir réactogène d'un tel signal.

. Expérience I_h - Ablation, à tour de rôle, de tous les motifs (tableau 8).

Les 5 motifs composant un chant ont été supprimés à tour de rôle, un par un. Le signal obtenu se composait donc toujours de 4 motifs et son pouvoir réactogène est resté analogue à celui du témoin, quel que soit le motif enlevé.

. Expérience I_i - Répétition d'un même motif (de type bas) (tableaux 8 et 9).

Un chant a été composé de la répétition du même motif de type bas, ce qui peut se symboliser graphiquement par - (B_1 B_1 B_1 B_1 B_1) -. Son pouvoir réactogène est voisin de zéro.

. Expérience I_j - Répétition d'un même motif (de type haut) (tableaux 8 et 9).

Le chant a été construit comme pour I_i mais avec un motif de type haut. Il sera représenté par -(H_1 H_1 H_1 H_1 H_1) -. Son pouvoir réactogène est voisin de zéro.

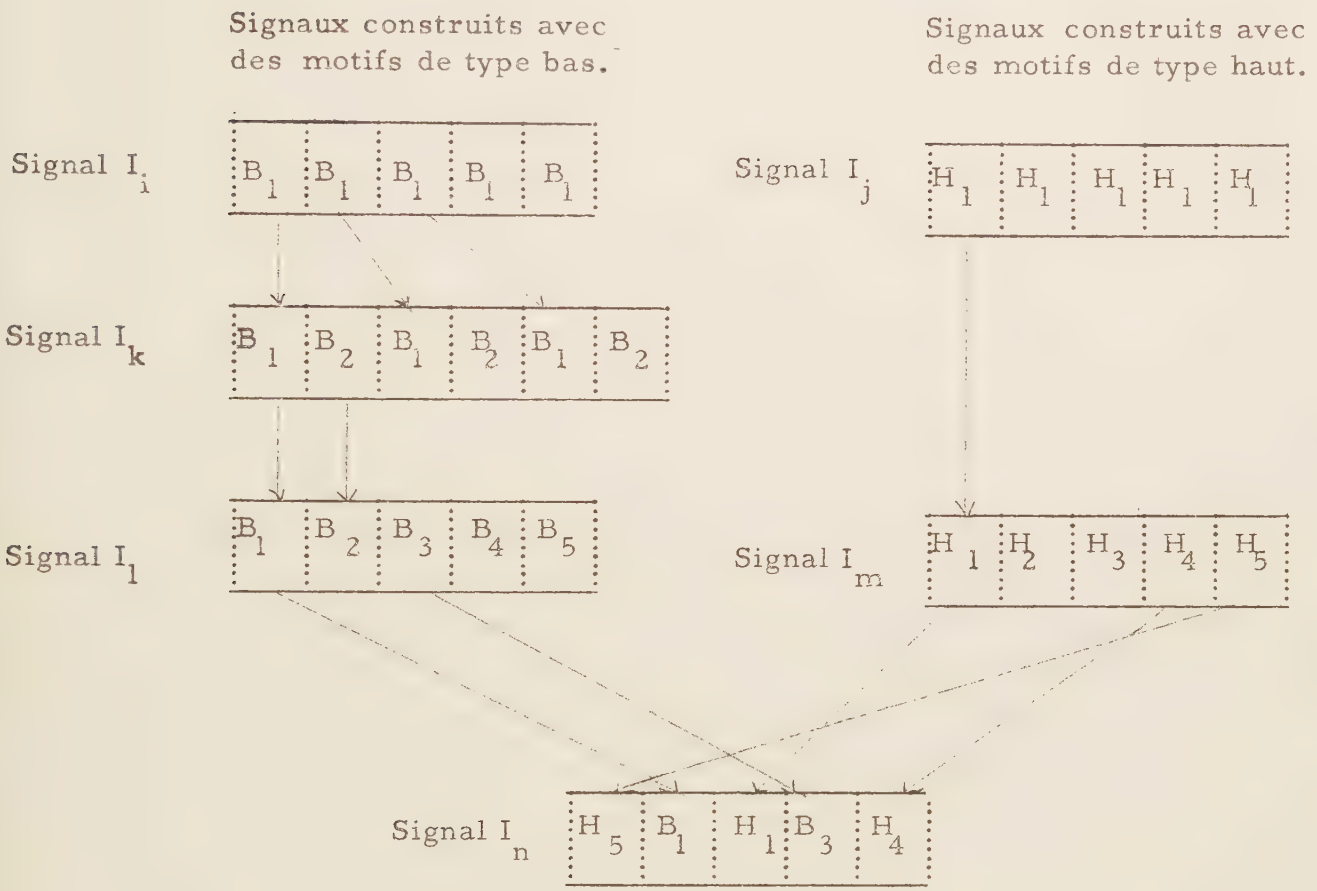
. Expérience I_k - Répétition de deux motifs de type bas (tableaux 8 et 9).

Deux motifs bas différents B_1 et B_2 ont été juxtaposés et ceci fut répété 3 fois afin d'obtenir un signal comportant 6 motifs. Il sera représenté par - (B_1 B_2 B_1 B_2 B_1 B_2) -. Son pouvoir réactogène est faible mais non nul.

. Expérience I_l - Juxtaposition de 5 motifs différents, tous de type bas (tableaux 8 et 9).

A partir de plusieurs chants, il a été extrait 5 motifs différents mais tous de type bas. Ils ont été disposés au hasard. Le signal obtenu sera symbolisé par - (B_1 B_2 B_3 B_4 B_5) -. Dans 52 % des cas son pouvoir réactogène est voisin de la normale. D'une expérience à l'autre, les résultats sont très irréguliers.

Tableau 9 : Relations entre divers signaux réalisés dans le but d'étudier la syntaxe entre les motifs constituant le chant.



. Expérience I_m - Juxtaposition de 5 motifs différents, tous de type haut (tableaux 8 et 9).

La construction est analogue à celle réalisée en I_1 mais elle en diffère par l'utilisation de motifs de type haut au lieu de motifs de type bas. Le signal obtenu est symbolisé par - (H_1 H_2 H_3 H_4 H_5) - et a un pouvoir réactogène voisin de celui du témoin dans 56 % des cas.

. Expérience I_n - Alternance entre motifs hauts et bas (tableaux 8 et 9).

Parmi les motifs bas utilisés lors de l'expérience I_1, deux (B_1 et B_3) ont été choisis au hasard. Il a été procédé de même pour trois motifs hauts (H_1 H_4 et H_5) prélevés parmi ceux utilisés pour réaliser le signal I_m. Ces motifs furent assemblés au hasard en respectant toutefois la règle suivante : deux motifs consécutifs seront toujours de type différent. Le signal ainsi obtenu se représentera par - (H_5 B_1 H_1 B_3 H_4) -. Un deuxième montage a été réalisé selon les mêmes règles mais en utilisant des motifs d'une origine différente. Ces deux signaux possèdent un pouvoir réactogène égal à celui du témoin.

b. Discussion des résultats.

S'il existe des motifs qui à eux seuls supportent l'information, chaque chant en comporte au moins un puisqu'un chant isolé induit une réaction voisine de celle obtenue avec le témoin. L'examen des sonogrammes doit permettre de les déceler s'ils ne sont pas de types trop divers, car tout motif ayant une fréquence d'occurrence élevée est susceptible d'avoir une valeur privilégiée. Ce phénomène se rencontre pour les trilles contenues en grand nombre dans le chant de quelques individus. Le motif final de beaucoup de chants retient également l'attention; bien que de formes multiples, il est de type bas dans 90 % des cas et les notes qui le composent ont une durée souvent supérieure à la moyenne. L'ablation de toutes les trilles contenues dans les chants d'une

Tableau 10 : Regroupement des résultats expérimentaux contenus dans le tableau 8.

Signal soumis à l'expérience	n° d'expérience	Nature de la Réponse		
		Bonne et moyenne	Faible	Nulle
Motifs isolés (M)	I_g	0 %	5 %	95 %
$(B_1B_1B_1B_1B_1)$ $(H_1H_1H_1H_1H_1)$	I_i I_j	0 %	12 %	88 %
$(B_1B_2B_1B_2B_1B_2)$	I_k	0 %	40 %	60 %
$(H_1H_2H_3H_4H_5)$ $(B_1B_2B_3B_4B_5)$	I_1 I_m	54 %	29 %	17 %
$(H_5B_1H_1B_3H_4)$	I_n	90 %	10 %	0 %

Signal de plus en plus diversifié

séquence (expérience I_d) n'accroissent nulle en l'valeur du signal, elles ne peuvent pas être considérées comme une forme privilégiée de motifs. Cette interprétation est confirmée par les résultats de l'expérience I_c : diffusées isolément elles n'ont aucune signification pour l'animal récepteur. La transposition de fréquence des motifs terminaux des chants ne modifie pas la valeur réactogène du signal (expérience I_e). La même constatation peut être faite si ces motifs sont totalement supprimés (expérience I_f). Le caractère bas de ces motifs ainsi que la forme particulière des notes qui les composent n'ont donc ni l'un ni l'autre de signification privilégiée. L'expérience I_h, faite à partir d'un chant ayant un pouvoir réactogène normal, montre que parmi tous les motifs constituants aucun n'a de valeur réactogène supérieure aux autres.

Un motif isolé est insuffisant pour déclencher la réaction de défense territoriale (I_g). Cette inefficacité peut, pour une part, être attribuée à la brièveté du signal. Il a en effet été montré antérieurement (I_c) qu'un chant doit comporter un minimum de 3 à 4 motifs pour avoir une valeur réactogène. Afin d'obtenir une durée normale du signal, le motif a été répété 5 fois de suite dans les expériences I_i et I_j. Malgré cette précaution, leur pouvoir réactogène reste nul. Le facteur "taille minimum" est donc une condition nécessaire (I_c), mais à elle seule insuffisante (I_i et I_j). Les signaux I_i et I_j, qui ne comportent respectivement qu'un type de motifs, sont très monotones. Ce caractère est un peu atténué dans l'expérience I_k où le signal comporte 2 motifs qui bien qu'appartenant au même type sont cependant différents. Le pouvoir réactogène d'un tel chant est encore très faible mais il est en légère augmentation sur les précédents. Tout en conservant le même mode de construction, c'est-àdire en utilisant exclusivement des motifs de même type, il est possible de porter la diversité du signal à un maximum (expériences I_l et I_m). Quel que soit le type de motif utilisé, haut ou bas, le pouvoir réactogène de cet assemblage est d'environ 55 % de celui du témoin. Ayant réalisé l'expérimentation

antérieure, il ne reste qu'une seule possibilité pour obtenir une diversité encore plus grande du signal. Elle consiste à alterner les types de motifs consécutifs (types hauts et bas) (expérience I_n). Le signal acquiert alors une valeur réactogène maximale, analogue à celle du signal naturel. Ce résultat est dû à la seule disposition alternée des différents types de motifs et non aux motifs eux-mêmes puisqu'il fût utilisé les mêmes éléments que lors des expériences I_1 et I_m où ces derniers ne conféraient au signal qu'une valeur réduite. Lors de la construction des signaux, le rang occupé par chaque motif était différent de celui qu'ils avaient dans les chants naturels dont ils furent extraits par tirage au sort. Ce fait auquel s'ajoutent les résultats obtenus pour les deux signaux expérimentés en I_n ainsi qu'en I_h prouvent que dans un même type, haut ou bas, tous les motifs sont équivalents entre eux. Lorsque la diversité du signal est augmentée progressivement, il apparaît assez brusquement des réponses d'une qualité analogue à celles induites par le signal témoin (tableau 10). Parallèlement la proportion des résultats nuls décroît. Cette constation n'autorise cependant pas à dire que le récepteur répond par tout ou rien. Examinons la répartition des résultats de la colonne "faible" correspondant aux cas où l'oiseau récepteur n'a pas eu un comportement de défense très net. En passant des signaux sans signification (I_g; I_i I_j) à ceux qui ont un pouvoir réactogène maximum (I_n) on rencontre une série de valeurs intermédiaires (I_k; I_1 I_m) qui traduisent une insuffisance de motivation comportementale. En d'autres termes, la probabilité d'induire un comportement de défense territoriale augmente progressivement et non par à coups lorsque s'accroît la diversité des éléments constitutifs du signal.

Les résultats acquis au niveau du chant sont à rapprocher de ceux obtenus lors de l'étude de la séquence. A chacun de ces niveaux, il y a des équivalences entres les éléments et aucun

de ceux-ci n'a de valeur privilégiée. La règle de syntaxe commune est la nécessité d'une diversité maximale dans la succession des éléments constituant le signal. Elle contribue peu à la valeur réactogène des séquences mais acquiert une importance primordiale dans la disposition temporelle des motifs.

C. ETUDE DE LA SYNTAXE AU NIVEAU DU MOTIF

a. Modifications apportées au signal naturel. Valeur réactogène des signaux altérés.

Une première série d'expériences portera sur la recherche de notes privilégiées, c'est-à-dire supportant à elles seules une part importante de l'information transmise. Une seconde série d'expériences sera consacrée à l'étude de la syntaxe proprement dite. Le principe de diversité déjà mis en évidence antérieurement sera envisagé à nouveau, mais ici il portera sur le choix et la succession des notes composant le motif.

. Expérience I_o - Isolement de la note.

Trois notes ont été isolées et diffusées d'une manière répétitive au cours de 3 séries d'expériences. Sur un total de 24 essais, 3 ont donné lieu à une ébauche fugace de réaction. 21 ont été totalement négatifs.

. Expérience I_p - Redistribution temporelle. (tableau 11).

Quatre chants consécutifs ont été prélevés dans une séquence. Les notes les constituant ont été isolées les unes des autres, puis rassemblées au hasard afin de reconstituer 4 éléments assimilables à 4 chants mais dont les notes ne sont pas groupées en motifs. 12 épreuves ont donné un résultat totalement nul.

. Expérience I_q - Répétition d'une même note (un type par motif). (tableau 11).

Un chant a été composé avec 6 motifs tous différents, les types haut et bas étant régulièrement alternés. Chaque motif fut constitué par la répétition d'une seule note. Cette disposition

Tableau 11 : Résultats expérimentaux obtenus lors de l'étude de la syntaxe au niveau du motif.

Signal soumis à l'expérience		Nature de la Réponse						
	n° d'expérience	Bonne +	Moyenne $\frac{+}{-}$	Faible -	Nulle 0	Somme de + et $\frac{+}{-}$ exprimée en %	Nombre d'épreuves	Nombre d'oiseaux
Notes isolées	I_o	-	-	3	21	0	24	17
Notes mélangées (motif détruit)	I_p	-	-	-	12	0	12	11
Motif monotone	I_q	8	14	9	4	63	35	22
Motif non monotone	I_r	15	8	2	2	85	27	16

constituait donc le seul élément monotone du signal dont le pouvoir réactogène s'est révélé être les 2/3 de celui du témoin (63 % de réponses bonnes ou moyennes).

. Expérience I_r - Notes de formes hétérogènes constituant le motif. (tableau 11).

Comme lors de l'expérimentation antérieure, un chant a été construit avec 6 motifs, tous différents et régulièrement alternés. Par contre, chaque motif fut constitué par des notes de formes très hétérogènes. Ce mode de construction confère au signal une grande diversité : son pouvoir réactogène est voisin de celui du témoin (85 % de réponses bonnes ou moyennes).

b. Discussion des résultats.

Les trois notes choisies pour réaliser l'expérience I_o ont été retenues car elles auraient pu avoir une signification privilégiée. Ce sont des notes situées au début de chants dont il avait été observé que la diffusion avait, dans quelques cas, induit une réaction immédiate chez le récepteur. Bien que l'existence de "notes privilégiées" eut été contraire à tous les résultats acquis antérieurement, l'expérience I_o a été réalisée afin que nul doute ne subsiste à leur sujet. Les résultats obtenus montrent qu'elles n'ont pas de valeur privilégiée. L'inexistence de tels éléments est confirmée par l'absence de valeur réactogène de toutes les notes diffusées lors de l'expérience I_p. Une note émise isolément n'a donc aucune valeur territoriale. Si dans quelques rares cas (3 sur 24) il a pu être observé une ébauche de réaction, cette dernière a tous les caractères des erreurs inter-spécifiques signalées antérieurement et ne peut pas être considérée comme une réaction au signal de l'espèce. Puisque plusieurs motifs sont nécessaires pour constituer un chant ayant une valeur comportementale, il faudra a fortiori plusieurs notes pour arriver à ce même résultat. L'analyse montre que dans les chants naturels elles sont groupées ne motifs. Cette règle est de grande importance pour la signification du signal puisque sa non observation (expérience I_p) lui enlève la totalité de sa valeur réactogène. Le motif a été défini comme un groupe de notes ayant des similitudes morphologiques.

Cependant, il est exceptionnel qu'elles soient toutes identiques. Dans un même motif, de l'une à la suivante on observe toujours une évolution de la forme qui, dans les cas extrêmes, aboutit à une très nette dissemblance entre la première et la dernière note. Les expérimentations I_c et I_r portent respectivement sur des motifs représentant les cas de monotonie maximale et minimale. Les comportements des individus récepteurs montrent que plus le signal est diversifié plus il a de valeur réactogène. La diversité du signal I_r représente le maximum réalisable. Au-delà, on se trouve dans le cas I_p où toute la construction est totalement aléatoire. La signification d'un tel signal étant nulle, il est permis de penser que ce résultat n'est pas attribuable à la diversité de sa construction mais au non respect d'une règle essentielle de syntaxe qui veut que les notes soient groupées en motifs.

Ces conclusions amènent à formuler une remarque relative au support de la sémantique dans les signaux territoriaux reflétant un comportement très agressif. En réponse à une attaque persistante, le chant normal est remplacé par le chant de combat. Expérimentalement il a été prouvé qu'il avait la même sémantique que le chant normal. Par rapport à ce dernier, il apparaît comme un "supersignal", sa valeur réactogène est particulièrement grande, il est capable d'induire une violente réaction de défense chez beaucoup d'individus ne réagissant que peu ou pas au chant normal. Par rapport à ce dernier les motifs sont beaucoup plus brefs, les notes les constituant évoluent plus rapidement dans le temps. Certaines d'entre elles ont une gamme de fréquence suffisamment large pour faire la transition entre deux motifs. Il apparaît donc que dans ce signal il y ait une adaptation des éléments acoustiques qui a pour résultat l'apparition d'un maximum de diversité par unité de temps. Ce phénomène et ses conséquences comportementales sont en accord avec les résultats de l'expérimentation I_r et il semble que ce soit là l'explication du mécanisme de la grande valeur réactogène du chant de combat.

En conclusion, il apparaît que des règles de syntaxe imposent au chant son caractère spécifique tout en concourant à lui donner une diversité maximum. Si ce phénomène est analysé à différents niveaux, on s'aperçoit que cette diversité acquiert de plus en plus de valeur réactogène au fur et à mesure que décroit la taille de l'élément qu'elle affecte. Peu importante dans la constitution de la séquence, elle joue un rôle majeur dans l'arrangement des motifs ainsi que dans celui des notes qui les constituent. Une autre conclusion est valable à tous les niveaux du signal. C'est l'équivalence, l'interchangeabilité de tous les éléments homologues. Le chant du rouge-gorge, malgré sa diversité et son apparente complexité, peut donc se ramener à une suite d'alternances entre des motifs appartenant à deux types. Du point de vue syntaxique, il est comparable au signal particulièrement simple de la mésange Parus major qui n'est constitué que par la combinaison de 2 notes. En fait, le chant du rouge-gorge apparaît comme un mécanisme beaucoup mieux adapté à la défense territoriale que ne l'est celui de la mésange. C'est en raison des variations dont il est susceptible qu'il peut à lui seul, sans le secours d'autres signaux acoustiques, transmettre toutes les informations nécessaires aux comportements territoriaux. Il semble que la même interprétation puisse être appliquée au merle (Turdus merula) qui défend son territoire uniquement au moyen d'un chant très varié (MESSMER, 1956). Par contre, le chant trop monotone de Parus major se prête mal à la transmission de nombreuses informations. Si lors des comportements territoriaux cet oiseau émet également une grande variété de signaux acoustiques (GOLDFERTZ, 1961), il s'agit probablement là d'un mécanisme compensant la pauvreté des informations transmises par son chant. D'autres exemples qui font encore défaut aujourd'hui mettraient peut-être en évidence ces deux modes évolutifs de la signalisation territoriale.

II. ETUDE DES PARAMETRES TEMPORELS.

Il importe de restreindre la signification du terme "temporel" car tous les paramètres acoustiques d'un signal peuvent se ramener à une fonction du temps. Sous le vocable de syntaxe, un chapitre antérieur a été consacré à la succession temporelle des notes et des motifs. Dans celu-ci l'étude sera limitée à celle de la signification de la durée de divers éléments.

Le chant est un signal spécifique. Afin de garder ce caractère, ses paramètres ne peuvent varier que dans des limites bien définies qui sont propres à chaque espèce. Les causes de fluctuations peuvent être d'origine génétique lorsque ce signal se développe selon un processus totalement inné. Dans bien des cas (très probablement la majorité d'entre eux) sur un fond inné viennent se surajouter des éléments appris et transmis de génération en génération. Il n'est pas surprenant que, dans ces conditions, on puisse assister à la formation de groupes utilisant un certain thème de chant au détriment d'un autre. Ce phénomène rencontré chez beaucoup d'espèces est bien illustré par un exemple pris chez le pinson (Fringilla coelebs). MARLER (1956) cite l'exemple de populations relativement isolées topographiquement dans d'étroits vallons de l'Ecosse. Chacune d'entre elles a développé des variations qui lui sont propres, créant ainsi des dialectes locaux dont les processus d'établissement sont indiqués par les travaux de THORPE (1954, 1958 a). Les jeunes mâles, à partir d'un fond inné, apprennent à parfaire leur chant au contact d'oiseaux plus âgés qui eux-mêmes, au cours des luttes territoriales, répondent en imitant le chant de leur rival. Toutes les conditions se trouvent donc remplies pour que dans une même région se perpétue l'usage d'un nombre restreint de chants parmi tous ceux potentiellement utilisables. L'emploi de motifs ou de notes différentes, d'une population à l'autre, est bien souvent perceptible à l'oreille humaine, sans le

secours d'aucun appareillage. Les premières formes dialectales étudiées (STADLER, 1930) reposaient sur des modifications de cette nature. Depuis quelques années, des mesures précises portant sur les paramètres temporels ont montré que ces derniers pouvaient être l'objet de variations individuelles. Certaines ont un caractère dialectal. Il a même été suggéré qu'elles contribuaient à la reconnaissance entre individus (THORPE, 1965; GRIMES, 1966). En portant les variations temporelles au-delà de leurs limites naturelles, l'expérimentation qui va être exposée avait pour but de connaître la valeur réactogène des paramètres relatifs à la durée de quelques-uns des éléments du chants.

a. Modifications apportées au signal naturel. Valeur réactogène des signaux altérés.

. Expérience II_a - Expansion irrégulière des silences séparant les notes.

Un chant isolé a subi une expansion temporelle réalisée de la manière suivante : les silences séparant chacune de ses notes ont été augmentés de quantités diverses comprises entre 50 et 100 % de leurs valeurs initiales. Les taux d'accroissement de chacun de ces silences ont été choisis d'une façon aléatoire (fig. 13c). Le rythme naturel a donc été totalement détruit bien que la durée de chaque note soit demeurée inchangée. La valeur réactogène d'un tel signal est voisine de celle de ce même chant non modifié pris comme témoin (le témoin est le signal utilisé lors de l'expérimentation Ic). (tableau 12).

. Expérience II_b - Contraction temporelle de la totalité des éléments du signal.

Le chant naturel utilisé lors de l'expérience II_a a été lu sur un magnétophone à tête tournantes afin d'obtenir une contraction temporelle. La modification portait sur la totalité

Tableau 12 : Résultats obtenus lors de l'étude des paramètres temporels du chant.

Signal soumis à l'expérience		Nature de la Réponse						
	n° d'expérience	Bonne +	Moyenne ±	Faible	Nulle	Somme de + et ± exprimée en %	Nombre d'épreuves	Nombre d'oiseaux
Expansion des silences entre les notes (un chant) (°)	II_a	11	8	2	-	90	21	17
Temps contractés (un chant) (°)	II_b	15	5	4	-	83	24	8
Temps expansés (séquence) (°°)	II_d	19	12	5	1	84	37	35
1 chant isolé (non modifié. (témoin) (°)	I_e	21	10	3	1	88	35	19
Temps contractés (séquence) (°°)	II_c	19	3	-	-	100	22	22

(°) Les expériences II_a et II_b furent réalisées avec un seul chant. Elles doivent être comparées à l'expérience I_c dont le résultat (^{a}88% ^{b} de réponses + et ±) sera pris comme témoin.

(°°) Les expériences II_c et II_d réalisées à partir de la séquence complète doivent être comparées à cette dernière (dont le pouvoir réactogène est de 100 % par définition).

du signal, y compris les silences séparant les notes. La contraction fut de 40 % de la valeur initiale, ce qui eut pour résultat une accélération de 40 % du tempo, sans changer le rythme naturel (fig. 13a). L'emploi d'un tel appareil permit de ne pas modifier les valeurs d'origine des fréquences, ce qui n'aurait pas pu être réalisé avec un magnétophone ordinaire qui ne permet pas la dissociation des paramètres fréquence et temps. Le signal ayant subi ce traitement a une valeur réactogène comparable à celle de ce même chant non modifié, pris comme témoin. (tableau 12).

. Expérience II_c - Contraction temporelle de la totalité des éléments du signal.

La totalité d'une séquence de chant a été modifiée selon le même processus que dans l'expérience précédente. La contraction temporelle qui fut de 20 % portait sur le signal et sur les silences séparant les chants. Les fréquences demeurèrent inchangées. La valeur réactogène d'un tel signal est très comparable à celle de cette même séquence non modifiée prise comme témoin. (tableau 12).

. Expérience II_d - Expansion temporelle de la totalité des éléments du signal.

La même séquence que celle utilisée lors de l'expérimentation précédente a été modifiée afin d'obtenir une expansion temporelle de 20 % sans modification des fréquences. Le signal ayant subi ce traitement perd notablement de sa valeur réactogène. Il n'a été observé que 86 % seulement de comportement identiques ou analogues à ceux induits par cette même séquence non modifiée prise comme témoin. (tableau 12).

b. Discussion des résultats.

Lors de l'expérimentation relative à la syntaxe, des chants naturels ont été disposés consécutivement avec entre eux un silence

fixé arbitrairement à 6 secondes (expérience I_b). Ce chiffre correspond à une moyenne calculée d'après plusieurs séquences. En fait, l'oiseau effectue des pauses d'une durée très variable entre chacun de ses chants et jamais on ne rencontre un rythme aussi régulier. La séquence ainsi modifiée ne perdant rien de son pouvoir réactogène, on peut penser que le rythme au niveau de la séquence n'a que peu d'importance pour la signification du signal. Le rythme au sein de chaque chant est donné par les silences séparant les différentes notes. L'expérience II_a montre qu'ils peuvent être modifiés sans que le chant ne perde de sa valeur réactogène par rapport au témoin (I_c) qui est ce même signal non altéré. Il apparaît d'une manière générale que, quel que soit le niveau envisagé, la durée des silences n'est pas un facteur primordial. S'il existe des paramètres temporels qui aient une valeur informative, ce ne peut donc être que ceux relatifs aux notes. FALLS (1962) expérimentant sur 2 espèces américaines aboutit à une conclusion similaire pour Zonotrichia albicollis mais inverse pour Seiurus aurocapillus. L'expérience II_b correspond à une contraction de la totalité du signal. Cette modification n'amoindrissant pas sa valeur réactogène, il en est conclu qu'outre les silences, les notes peuvent également subir une compression temporelle. Il est à remarquer que dans cette expérience le rythme reste inchangé mais le temps est modifié. Techniquement, la contraction ne peut être obtenue que par l'ablation de très petits fragments et juxtaposition des éléments restants. Il apparaît que cette diminution du contenu du signal ne modifie pas non plus sa valeur informative. L'expérimentation II_c est identique à II_b dans son principe et sa réalisation. Elle en a été séparée parce que portant sur une séquence entière le témoin de référence ne devait pas être un chant isolé mais toute la séquence. Les résultats numériques de ces deux séries ne sont donc pas miscibles mais sont justiciables des mêmes interprétations. Le signal II_d correspond à une expansion temporelle et a une

valeur réactogène notablement inférieure à celle du témoin. Conformément à ce qui vient d'être exposé ci-dessus (Expériences II_a et II_b), il semble peu probable que l'augmentation de la durée des silences soit la cause directe de la dégradation de son pouvoir réactogène. Cette dernière doit logiquement être recherchée au niveau de la note dont l'expansion ne peut être obtenue qu'au prix du redoublement de certains éléments. Bien que l'appareillage utilisé effectue cette modification à une cadence et d'une manière telle que l'oreille humaine ne puisse pas déceler ces répétitions, elles existent néanmoins et rien ne prouve que le rouge-gorge ne soit pas capable de les percevoir. Deux hypothèses sont donc également valables pour expliquer la perte de pouvoir réactogène. Dans la première, elle serait attribuable à une répétition d'éléments. Dans la seconde, c'est l'allongement temporel de chaque note qui serait responsable de ce phénomène. Une remarque relative aux conditions naturelles de propagation du signal plaide en faveur de la première hypothèse. En nature, dans le biotope de sous-bois où vit cette espèce, il y a des différences entre le signal émis par l'oiseau et ce qui est effectivement reçu par le récepteur. Le son subit de nombreuses réflexions sur les branches d'arbre. A l'onde directe s'ajoutent toutes les ondes réfléchies qui parviennent avec un retard proportionnel au chemin parcouru. La durée de perception de chaque note s'en trouve augmentée. Ce phénomène est très visible sur les sonogrammes réalisés à partir de chants enregistrés dans un sous-bois (fig. 14). Sur ces tracés, il est difficile de préciser où s'arrête la note et de mesurer sa durée exacte. Auditivement cette altération peut être rendue perceptible à l'oreille humaine. Il suffit de relire un tel enregistrement à une vitesse très réduite pour entendre la traînée acoustique qui suit chaque son. Ce phénomène d'échos multiples est une expérience naturelle d'expansion temporelle de la note qui n'affecte pas la valeur territoriale du chant perçu dans ces conditions. Il est donc permis

de supposer que lors de l'expérience II_d ce n'est pas l'augmentation de la durée de la note qui est responsable de la diminution du pouvoir réactogène du signal, mais la répétition de certains éléments consécutive à une imperfection technique du procédé utilisé.

Il était intéressant d'interpréter les résultats ci-dessus en leur appliquant la règle de diversité entre les éléments du signal établie dans un chapitre antérieur mais en y adjoignant la notion de temps. Les contractions temporelles augmentent la diversité. Il est permis de penser que c'est là la raison pour laquelle elles n'affectent pas ou très peu le pouvoir réactogène du signal, contrairement à ce qui se passe pour les expansions qui, elles, réduisent la diversité. L'expérience II_c correspond à une dilatation du signal. La valeur réactogène n'est pas modifiée bien que la diversité ait été diminuée. Cette dernière ne doit donc pas être définie par rapport au temps total. Il doit en être retranché les silences si l'on veut obtenir un nombre qui ne soit pas la simple expression d'une mesure physique mais un indice ayant une relation directe avec la valeur comportementale du signal.

En conclusion, il apparaît que le chant peut subir des contractions temporelles sans perdre de sa valeur réactogène. Il est obtenu le même résultat lorsque l'expansion ne porte que sur les silences (ce qui implique que le rythme peut être modifié). Il est probable, mais non certain, que cette conclusion s'applique également à l'expansion des notes elles-mêmes.

III. ETUDE DES PARAMETRES RELATIFS AUX FREQUENCES ACOUSTIQUES.

Les oiseaux sont capables de transposer en fréquence, c'est-à-dire d'émettre un même thème dans des tonalités différentes. Ils peuvent le faire spontanément ou lors de l'imitation d'un

signal qui est en dehors de leur propre tessiture. STADLER (1934) signale ce phénomène chez quelques Psittacidés, ainsi que pour la mésange charbonnière (Parus major), la mésange bleue (Parus caeruleus), la mésange boréale (Parus atricapillus), le bruant jaune (Emberiza citrinella). Il nous a été donné d'entendre un merle (Turdus merula) qui imitait un chant de rouge-gorge, mais le transposait dans une tessiture plus grave. Chez le rouge-gorge, nous avons observé un individu âgé de 40 jours qui dans son chant juvénile imitait le pinson (Fringilla coelebs), mais selon un mode plus aigu. Les sonogrammes réalisés à partir de chants d'individus adultes fournissent quelques exemples de notes et parfois même de motifs émis selon plusieurs tessitures. D'après les observations de STADLER notées sur une portée musicale il semble que, tout au moins pour les exemples qu'il cite, la transposition soit effectuée en respectant les rapports harmoniques existant entre les différentes notes du chant. Cette notion de rapports harmoniques joue un rôle important dans les qualités de la musique. Il est possible de l'appliquer au chant du rouge-gorge sans pour cela porter de jugement sur sa valeur réactogène. D'autres paramètres, tels que la forme des notes ou leur situation dans telle ou telle bande de fréquences, peuvent également être l'un des facteurs conférant au signal sa signification territoriale.

Pour obtenir une altération expérimentale des fréquences acoustiques, la technique la plus simple consistait à relire une bande magnétique avec une vitesse de défilement différente de celle utilisée pour l'enregistrement. Les signaux ainsi obtenus ont une valeur réactogène réduite, mais le résultat d'une telle expérimentation se prête mal à une interprétation en raison du trop grand nombre de paramètres simultanément affectés par cette technique. Les altérations décrites ci-dessous ont seules été retenues car elles permettaient

d'attribuer à un seul facteur physique les modifications comportementales observées.

a. Modifications apportées au signal naturel. Valeur réactogène des signaux altérés.

Expérience III_a - Abaissement des fréquences de 2 kHz.

Au moyen d'un modulateur en anneau, toutes les fréquences d'une séquence naturelle de chants ont été diminuées d'une valeur de 2 kHz sans qu'aucun des paramètres temporels ne soit modifié. Ce décalage vers le grave d'une quantité égale pour toutes les valeurs des fréquences modifie les rapports harmoniques, tant au sein de chaque note (ce sont des bruits complexes) qu'entre les différentes notes. Par contre, la largeur de la bande de fréquence utilisée reste la même que dans le signal d'origine, avant transformation (fig. 15 a).

La séquence ainsi modifiée induit dans 55 % des cas des comportements de défense territoriale identiques ou proches de ceux obtenus avec ce même signal non modifié pris comme témoin. (tableau 13).

. Expérience III_b - Abaissement des fréquences de 1 kHz.

La même technique que celle utilisée lors de l'expérience III_a a été appliquée à la même séquence naturelle de chant. La transposition, également effectuée vers les fréquences basses, n'a été que de 1 kHz (fig. 15 b).

La valeur réactogène de ce signal est de 68 % de celle du témoin. (tableau 13).

. Expérience III_c - Augmentation des fréquences de 1 kHz.

A partir de la même séquence, une transposition de 1 kHz a été effectuée vers les fréquences hautes en utilisant

Tableau 13 : Résultats expérimentaux obtenus lors de l'étude des paramètres fréquentiels du chant.

Signal soumis à l'expérience	n° d'expérience	Nature de la Réponse				Somme de + et ± exprimée en %	Nombre d'épreuves	Nombre d'oiseaux
		Bonne +	Moyenne ±	Faible -	Nulle 0			
Transposition(2kHz)	III_a	5	6	9	-	55	20	7
Transposition -1kHz	III_b	6	9	4	-	79	19	6
Transposition +1kHz	III_c	5	4	1	-	90	10	4
Transposition +2kHz	III_d	10	8	9	4	58	31	10
Transposition -25% des valeurs initiales	III_e	6	5	11	1	48	23	14
Transposition +25 % des valeurs initiales	III_f	6	5	5	1	65	17	14
Inversion des fréquences.	III_g	8	6	3	-	82	17	9
Diminution du niveau des fréquences >1kHz	III_h	10	15	6	1	78	32	30
Augmentation du niveau des fréq. >1kHz	III_i	31 (°)	3	1	0	97	35	35
Elimination des fréquences > 4kHz	III_j	2	5	8	2	41	17	15
Elimination des fréquences < 4kHz	III_k	9	3	2	2	75	16	16
Abaissé de 2 kHz puis relevé de 33 %	III_l	6	7	2	-	87	15	10
Chant de combat Diminution du niveau	III_m	10	5	6	2	65	23	17

(°) Dont 15 (48 %) réponses (chez 15 oiseaux) plus fortes que celles induites par le témoin.

la même technique que précédemment (fig. 15 c).
Ce signal a une valeur réactogène qui est de 90 % de celle du témoin. (tableau 13).

. Expérience III_d - Augmentation des fréquences de 2 kHz.

Une transposition de 2 kHz vers les fréquences hautes a été réalisée en utilisant le même matériel et les mêmes techniques que lors des expériences précédentes (fig. 15 d).

La valeur réactogène du signal ainsi transposé est de 58 % de celle du témoin. (tableau 13).

. Expérience III_e - Abaissement des fréquences de 25 % de leurs valeurs initiales.

Une séquence naturelle de chants a été lue sur un magnétophone à têtes tournantes afin d'obtenir une réduction de 25 % de la valeur de toutes les fréquences composant le signal, Ce qui était par exemple 4 kHz est devenu 4 - (4 x 25/100) = 3 kHz. Les rapports harmoniques ont donc été conservés au détriment de la largeur de bande contenant le signal, les fréquences élevées étant en valeur absolue plus transformées que les fréquences basses. Cette transposition est à opposer à celles affectuées antérieurement (III_a à III_d) où toutes les fréquences étaient translatées d'une même quantité (fig.16e).

La valeur réactogène du signal transposé selon ce procédé est de 48 % de celle de cette même séquence non modifiée prise comme témoin. (tableau 13).

. Expérience III_f - Augmentation des fréquences de 25 % de leurs valeurs initiales.

La séquence a été modifiée comme dans l'expérience antérieure (III_e), mais au lieu d'une réduction il a été réalisé une augmentation (25 %) de la valeur de toutes les fréquences du signal. Là encore les rapports harmoniques ont été conservés tandis que la largeur de la bande de fréquence était

modifiée (fig.16 f).

La valeur réactogène d'un tel signal est de 65 % de celle du témoin. (tableau 13).

. Expérience III_g - Inversion des fréquences.

D'un modulateur en anneau, seul le premier étage a été utilisé. Une séquence de chant, préalablement passée par un filtre passe-bas (8 kHz), y a été introduite ainsi qu'une fréquence fixe de 8 kHz. Il a été recueilli à la sortie de l'appareil un signal dont les fréquences étaient égales à la différence entre 8 et les diverses valeurs des fréquences du signal naturel. Donc, plus ces dernières étaient hautes, proches de 8 kHz, plus la fréquence recueillie à la sortie de l'appareil était basse. Le phénomène inverse avait lieu pour les fréquences basses. Il a donc été obtenu une inversion du spectre du signal naturel, un "chassé-croisé" entre motifs hauts et bas. Sur un sonogramme (fig. 17) cette inversion apparaît comme se faisant symétriquement de part et d'autre d'une ligne correspondant à la fréquence 8/2 = 4 kHz. En effet, seule cette fréquence naturelle n'est pas affectée par la transformation (8 - 4 = 4). La fréquence de 8 kHz a été choisie car sa moitié 4 correspond à la limite entre motifs hauts et bas et constituait une valeur convenable de part et d'autre de laquelle la permutation pouvait être effectuée.

La valeur réactogène d'un tel signal est de 87 % de celle du signal naturel non modifié pris comme témoin. (tableau 13).

. Expérience III_h - Diminution du niveau des fréquences hautes.

Lors des expérimentations antérieures, la totalité du spectre du signal était modifiée. Dans la présente transformation,

seules les fréquences élevées sont notablement affectées. Leurs valeurs d'origine sont conservées mais leur niveau acoustique est réduit. L'amplitude de cette réduction est d'autant plus grande que les fréquences sont plus hautes (Courbe A de la figure 18).

La valeur réactogène d'un tel signal est de 78 % de celle de la séquence naturelle non modifiée prise comme témoin. (tableau 13).

. Expérience III_i - Augmentation du niveau des fréquences hautes.

L'altération est analogue à celle de l'expérience antérieure, mais au lieu d'une réduction, elle consiste en un relevé du niveau des fréquences hautes. La courbe B de la figure 18 rend compte de la répartition de cette modification en fonction de la fréquence.

La valeur réactogène d'un tel signal est de 97 % de celle du témoin. (tableau 13).

. Expérience III_j - Elimination des fréquences hautes.

La portion supérieure du signal, au-delà de 4 kHz, est éliminée au moyen d'un filtre passe-bas donnant une atténuation de 40 dB par octave. La plupart des motifs bas ne sont pas affectés par cette élimination. Des motifs hauts, il ne reste que la portion basse, mais avec un niveau très réduit.

La valeur réactogène de ce signal est de 41 % de celle de la séquence non modifiée prise comme témoin. (tableau 13).

. Expérience III_k - Elimination des fréquences basses.

La portion basse du signal inférieure à 4 kHz est éliminée avec un filtre passe-haut donnant une atténuation de 40 dB par octave. Contrairement à ce qui avait eu lieu en III_j, ce sont les motifs hauts qui sont conservés alors que des

motifs bas il ne subsiste que la portion supérieure.

La valeur réactogène de ce signal est de 75 % de celle du témoin. (tableau 13).

. Expérience III_l - Transpositions, fréquences abaissées puis relevées.

Le signal III_a, qui avait été transposé vers le bas de 2 kHz, est lu sur un magnétophone à têtes tournantes afin de relever ses fréquences. Cette dernière opération tend à annuler les modifications de la première sans toutefois y parvenir totalement. La concordance de toutes ses fréquences avec celles du signal naturel est, en effet, impossible puisque lors du passage dans le magnétophone à têtes tournantes la largeur du spectre s'est trouvée accrue. La concordance rigoureuse ne pouvant avoir lieu que pour une seule fréquence, il a été choisi 8 kHz. Ainsi, la portion supérieure des motifs hauts s'est trouvée avoir de nouveau, mais approximativement, sa hauteur naturelle tandis que les motifs bas demeuraient dans une bande de fréquence anormalement basse. Ce signal est donc très différent du chant émis par l'oiseau. Son spectre est élargi , les rapports harmoniques sont modifiés (fig. 19 1).

La valeur réactogène d'un tel signal est de 87 % de celle du témoin. (tableau 13).

. Expérience III_m - Diminution du niveau des fréquences hautes dans le chant de combat.

Une séquence de chant de combat a été traitée comme en III_h, c'est-à-dire que les fréquences hautes ont subi une réduction de leur niveau (Courbe A de la figure 18).

La valeur réactogène du signal ainsi traité est de 65 % de celle du chant de combat non modifié pris comme témoin. (tableau 13).

Les résultats expérimentaux rapportés ci-dessus ont été groupés dans le tableau 13.

b. Discussion des résultats.

La confrontation des procédés employés pour réaliser les transpositions $III_{a,b,c,d}$ et $III_{e,f}$ attire l'attention sur deux facteurs. Le premier, le plus important, est la notion de rapport harmonique. Le second est relatif à la forme des notes. Dans chacune de ces six séries expérimentales, il y eut toujours altération de l'un et conservation de l'autre ou vice versa. Malgré cette précaution, tous ces signaux se sont révélés avoir perdu une partie de leur pouvoir réactogène et cela indépendamment du procédé utilisé pour effectuer la transposition. Il est donc permis de penser que ni la notion de rapport harmonique ni la conservation de la forme rigoureuse des notes ne sont à elles seules des facteurs suffisants pour conférer au chant sa valeur réactogène normale. L'expérimentation ne permet cependant pas de dire si ces facteurs sont nécessaires pour que le signal ait un pouvoir réactogène. Ces résultats fournissent quelques éclaircissements sur les mécanismes d'intégration du signal. Le concept de rapport harmonique ne peut évidemment pas naître au niveau de la périphérie, mais seulement à un niveau supérieur du système nerveux où s'effectue l'intégration des éléments fréquentiels du chant. Il semble que le rouge-gorge possède tous les organes sensoriels nécessaires à la perception de ces rapports harmoniques. Si ce que l'on sait de l'audition de quelques oiseaux lui est applicable, il a la possibilité d'analyser les différentes fréquences qui lui parviennent simultanément ou consécutivement. Il peut également mémoriser ces dernières comme le prouvent les imitations du chant d'un rival dont il use au cours des luttes territoriales. Il apparaît donc probable qu'il dispose de toutes les facultés nécessaires à la perception de l'exis-

tence de ces rapports harmoniques. Les résultats expérimentaux ayant montré que cette qualité physique n'a pas de valeur dans le comportement territorial, on peut penser qu'aux niveaux supérieurs du système nerveux cette notion n'est pas intégrée comme faisant réellement partie du signal. Le rouge-gorge étant capable d'analyser les fréquences, mais non leurs rapports, il ne lui reste qu'une seule possibilité de perception fine, c'est celle de leur valeur absolue. Cette conclusion est en accord avec les résultats expérimentaux qui ont montré que la valeur du signal décroissait d'autant plus que ses fréquences s'éloignaient de celles du chant naturel, quels que soient les modes de transposition utilisés. Il est donc certain que l'oiseau perçoit les fréquences. Si, lors de l'analyse des signaux spécifiques qui lui parviennent, le rouge-gorge ne perçoit pas ou, ce qui en définitive a la même conséquence, n'intègre pas une notion aussi précise que celle de rapport harmonique, ceci n'exclut pas qu'il puisse percevoir et intégrer les modulations de fréquences qui sont si nombreuses dans les éléments constituant son chant. N'ayant pas la notion de rapport et encore moins celle de la succession de ces derniers, il est peu probable qu'il ait celle du signe algébrique de la variation de ces rapports dans le temps. Ceci revient à dire qu'il affecte la même valeur à un son ascendant qu'à un son descendant. Les résultats obtenus au cours de la série expérimentale III_g autorisent à juger cette hypothèse comme exacte. La permutation qui fut réalisée a inversé le sens de toutes les modulations. Le signal garde cependant une assez bonne valeur réactogène. Etant donné que les univers perceptifs de chaque espèce sont différents, selon les comportements auxquels ils sont associés, il n'est pas exclu que le sens de ces modulations puisse être intégré par le rouge-gorge dans des circonstances autres que celles en relation avec la défense du territoire.

Les expérimentations III_a à III_f avaient permis d'établir que la conservation rigoureuse de la forme des notes et des rapports harmoniques n'était pas un ensemble de conditions suffisantes pour qu'un signal garde sa valeur réactogène. L'expérience III_g vient compléter cette conclusion en montrant que ces conditions ne sont pas nécessaires puisqu'elles n'y sont pas respectées (rapports harmoniques inversés, forme des notes inversées). Ces deux paramètres n'étant ni nécessaires, ni suffisants pour conférer au signal son pouvoir réactogène, il est donc bien établi qu'ils n'interviennent pas dans les mécanismes de transmission de l'information territoriale qui déclenchent les comportements de combat.

Il a été montré que toute modification des valeurs des fréquences diminue la valeur réactogène du signal. On doit toutefois remarquer qu'à valeurs de transpositions égales la perte est moindre lorsque les fréquences sont relevées que lorsqu'elles sont abaissées. Dans ce dernier cas, il ne subsiste que peu ou pas de notes dans la portion haute du spectre. Le chant ainsi modifié ayant un minimum de pouvoir réactogène, on est amené à penser que ce sont les notes les plus hautes de la bande spectrale qui sont responsables de la valeur réactogène du signal. Celle du signal III_h est sensiblement réduite par suite de la diminution du niveau acoustique des fréquences hautes. Si, comme semble le confirmer cette dernière expérience, la portion supérieure du spectre est effectivement le support de l'information, on pouvait penser que la valeur du signal ne serait pas diminuée en plaçant un maximum d'énergie acoustique dans cette bande spectrale. C'est ce qui fut réalisé dans la série expérimentale III_i. Le résultat fut l'obtention d'un signal dont le pouvoir réactogène n'était pas abaissé mais au contraire renforcé, en quelque sorte "supra normal", puisque 48 % des réponses furent plus violentes que celles induites par le témoin. Un tel signal, de par son pouvoir réactogène, se

situe entre le chant d'affirmation de possession de territoire et le chant de combat, ce dernier constituant le sommum de l'agressivité acoustique.

Les deux séries expérimentales III_j et III_k ont pour but de savoir s'il est possible de ne diffuser qu'une partie du spectre du signal. Au cours de l'expérience III_j, il a été procédé à la suppression des fréquences supérieures à 4 kHz. Le pouvoir réactogène du signal s'est trouvé considérablement abaissé par cette réduction, ce qui incite à penser que la fraction éliminée jouait un rôle absolument nécessaire dans la transmission de l'information. Etant donné son importance, il était intéressant de savoir si elle pouvait, à elle seule, conférer au signal une valeur réactogène. En fait il n'en est pas ainsi, l'expérience III_k montre que la totalité du spectre, partie basse comprise, contribue à donner au chant sa valeur réactogène.

De toutes les expériences réalisées avec les fréquences acoustiques, il est possible de tirer quatre conclusions. Le pouvoir réactogène du chant du rouge-gorge n'est pas ou peu affecté par :

1. La modification des rapports harmoniques.
2. L'altération de la forme des notes.

Par contre, il est indispensable que :

1. Les fréquences hautes du signal ne subissent aucune transposition et soient représentées.
2. Les fréquences basses doivent être présentes dans le signal.

Ces conclusions sont le résultat d'expérimentations séparées, chacune n'affectant qu'un seul des paramètres étudiés. Afin de s'assurer du bien-fondé des interprétations envisagées, il a été réalisé la série expérimentale III_1. Elle constitue

une contre expérience en ce sens qu'elle cumule en un seul signal toutes les altérations possibles relatives aux fréquences, mais respecte ce qui est théoriquement essentiel pour ne pas en diminuer la valeur réactogène. Les résultats expérimentaux confirment l'exactitude des règles énoncées puisque le pouvoir réactogène de ce signal est de 87 % de celui du témoin.

Etant donné l'importance du rôle joué par les fréquences hautes dans la signalisation relative au territoire, il a été recherché si elles avaient la même valeur dans le chant de combat qui a également une sémantique en relation avec le territoire. Ce signal a de nombreuses similitudes morphologiques avec le chant normal, mais l'analyse montre que dans le chant de combat l'énergie acoustique est surtout localisée dans la partie haute du spectre, au détriment de la portion basse. L'expérience III_m a consisté à inverser cette proportion. Le pouvoir réactogène s'en étant trouvé très diminué, il apparaît que dans ce signal, plus encore que dans le chant d'affirmation de territoire (Expérience III_h), le paramètre relatif au niveau acoustique des fréquences hautes est un facteur particulièrement important pour la signification de ce signal.

IV. ETUDE DES PARAMETRES RELATIFS AUX NIVEAUX ACOUSTIQUES.

La valeur réactogène du niveau acoustique afférent à divers paramètres du signal peut se déduire d'observations effectuées au cours de quelques-unes des expérimentations réalisées antérieurement. Ces dernières seront brièvement rappelées au cours de la discussion.

a. Modifications apportées au signal naturel. Valeur réactogène des signaux altérés.

Seule la dynamique à l'intérieur du signal a fait l'objet

Tableau 14 : Résultats expérimentaux obtenus lors de l'étude des paramètres relatifs aux niveaux acoustiques du chant.

Signal soumis à l'expérience	NATURE DE LA REPONSE				Somme de + et ± exprimée en %	Nombre d'épreuves	Nombre d'oiseaux
	Bonne +	Moyenne ±	Faible -	Nulle 0			
Réduction de la dynamique du signal naturel	12	4	2	2	80	20	20

d'une expérimentation particulière. Dans le chant naturel, il y a un écart de 30 dB entre les sons de fort et de faible niveau. Expérimentalement, cette différence a été ramenée à un maximum de 15 dB. La valeur réactogène d'un tel signal s'établit comme rapporté dans le tableau 14.

b. Discussion des résultats

Au cours des émissions expérimentales, le niveau moyen du signal diffusé était de 80 à 90 dB, mesurés à un mètre dans l'axe du haut-parleur. Cette valeur est suffisante pour induire une réaction chez la plupart des individus lors de la saison du maximum d'agressivité. Cependant quelques oiseaux (10 %) demeurent sans réaction vis-à-vis du signal diffusé. La cause de ce comportement inhabituel chez cette espèce n'est pas connue. Toutefois, le seuil réactogène de quelques-uns de ces individus peut être abaissé en portant le niveau de l'émission à environ 100 dB. Cette augmentation n'affecte que la valeur absolue de l'énergie contenue dans le signal, le rapport signal/bruit de fond restant inchangé par le taux d'amplification. Le niveau de 80-90 dB correspond à celui du signal naturel. L'absence totale d'induction ou le caractère partiel de cette dernière devient d'autant plus fréquent que le niveau est abaissé au-dessous de cette valeur. Du fait de la grande variabilité individuelle, il n'est pas possible de prévoir, d'une manière rigoureuse, quel sera le comportement du récepteur en fonction du niveau. Certains individus, particulièrement ceux qui détiennent de vastes territoires, sont capables de réagir lorsqu'ils perçoivent un signal qui est atténué par la distance les séparant du haut-parleur. Cette perte de niveau est en théorie de 6 dB chaque fois que la distance est doublée. En pratique, les mesures ont toujours montré que cette atténuation était supérieure aux valeurs calculées, le phénomène étant d'autant plus marqué que les fréquences

sont élevées (voir la courbe représentée fig. 8, p.). La règle du tout ou rien ne peut donc pas s'appliquer à la valeur réactogène résultant du niveau global. Ce dernier est cependant un paramètre important dont l'altération influe sur la valeur réactogène du signal. Cette conclusion expérimentale est en accord avec le fait qu'au cours des luttes territoriales le rouge-gorge attaqué augmente le niveau de ses chants qui atteignent alors 90 à 100 dB (mesurés à 1 mètre). Chez le rouge-gorge, les premiers motifs sont toujours émis à un niveau plus bas que les derniers. C'est là un aspect caractéristique du chant de cette espèce. Au cours des séries expérimentales effectuées lors de l'étude de la syntaxe, il a été réalisé des permutations temporelles entre plusieurs motifs. Elles eurent pour conséquence de modifier également la répartition naturelle des niveaux. Le pouvoir réactogène du signal ainsi transformé étant resté égal à celui du témoin, il en est conclu qu'une répartition des niveaux, liée à la disposition temporelle des motifs, ne supporte pas une information ayant une signification territoriale.

Dans le chant naturel, il peut être constaté que des notes (hautes ou basses) sont émises à un niveau particulièrement élevé. La série expérimentale exposée dans ce chapitre montre qu'une altération de ce phénomène réduit d'environ 20 % la valeur réactogène du signal. La dynamique interne du chant est donc une information susceptible d'être intégrée par le récepteur, mais ce paramètre n'a qu'une valeur secondaire.

Le chant est véhiculé au travers d'un canal qui n'est pas exempt d'un bruit de fond dont le niveau est variable d'un jour et d'un instant à l'autre. Il est bien évident que la sémantique ou la valeur réactogène des signaux n'en est pas modifiée mais que seules les possibilités de perception sont mises en cause. En nature, il arrive fréquemment que le bruit

résultant de l'action du vent ou de la pluie sur la végétation atteigne un niveau global supérieur à celui du signal parvenant au récepteur, ce qui pose le problème du masquage acoustique. La figure 20 représente le spectre du bruit de fond provoqué par un vent modéré (2 mètres/sec.) dans une végétation de taillis de chênes et de charmes. L'expérimentation a prouvé que dans de telles conditions l'oiseau récepteur réagissait. Il percevait donc le signal. L'analyse physique du bruit de fond naturel enregistré dans les biotopes occupés par des rouges-gorges a montré que le spectre des fréquences le composant recouvrait largement celui du chant de l'oiseau. Il est également apparu que si la mesure de niveau est effectuée dans une bande de fréquence restreinte, le rapport signal de rouge-gorge/ bruit de fond devient supérieur à 1. Il est d'autant plus grand que la bande de fréquence analysée est étroite. Le signal peut alors émerger du bruit et être perçu dans de meilleures conditions (comparer les figures 8 , p. et 20, p.). Pour parvenir à ce résultat qui est effectivement atteint par l'oiseau, il suffit qu'il ait la possibilité de différencier les fréquences. L'expérimentation antérieure a prouvé que le rouge-gorge avait une faculté de séparation tonale d'au moins 25 %. (Rien ne prouve qu'il ne soit pas capable de meilleures performances *). Il faut donc voir là un mécanisme lui assurant la possibilité de percevoir des signaux malgré un bruit de fond continu inhérent au canal.

---

* Dans la zone de sensitivité optimale de l'oreille, il a été mesuré les valeurs suivantes. Melopsittacus undulatus (KNECHT, 1940) 0,3 - 0,7 %. Loxia curvirostra (KNECHT, 1940) 0,3 - 0,7 %. Columba livia (WASCHLJEW, 1933) 6 %.

V. RECONSTITUTION PROGRESSIVE DU SIGNAL PAR VOIE DE SYNTHESE. (Signaux entièrement synthétiques)

La méthode expérimentale utilisée jusqu'à présent reposait sur des modifications apportées au signal naturel. Il a été possible de montrer par ce procédé que, parmi tous les paramètres contenus dans le chant naturel, seulement un petit nombre d'entre eux étaient réellement intégrés au cours des comportements territoriaux. Afin de confirmer ces résultats une contre expérience devait être réalisée. Elle consistait à construire des signaux artificiels n'ayant en commun avec le chant naturel que les seuls paramètres qui soient effectivement intégrés par le récepteur. La méthode utilisée fut inverse de celle employée lors de la première partie de cette étude. La matière première ne fut pas le chant naturel, mais des sons issus de générateurs électroniques. Ils furent ensuite modifiés par addition progressive des paramètres réactogènes du chant naturel, à l'exclusion de ceux qui ont été reconnus sans valeur. Le signal obtenu ne fut donc pas une reproduction exacte du chant, ce qui n'aurait pas eu d'autre intérêt que celui d'avoir réalisé une prouesse électronique. Ce fut au contraire une imitation dont les imperfections étaient connues et volontaires, mais ne portaient que sur des éléments non intégrés par le récepteur.

a. Description des signaux synthétisés. Valeur réactogène de ces signaux.

. Expérience a. - Son continu modulé en fréquence.

Un son pur, donné par générateur, a été modulé en fréquence à une vitesse régulière et selon un rythme de 10 à 12 par seconde. Cette opération fut effectuée alternativement dans la bande spectrale des motifs hauts puis dans celle des motifs bas. Il a été ainsi obtenu six motifs consécutifs. Le signal réalisé par ce procédé occupe la même bande de

Tableau 15 : Résultats expérimentaux obtenus lors de la reconstitution progressive du signal par voie de synthèse.

Signal soumis à l'expérience		Nature de la Réponse						
	n° d'expérience	Bonne +	Moyenne ±	Faible -	Nulle 0	Somme de + et ± exprimée en %	Nombre d'épreuves	Nombre d'oiseaux
Son continu modulé en fréquence	a	0	0	1	10	0	11	11
Son "a" + transitoires	b	1	4	6	5	31	16	13
Son modulé + transitoires	c	2	2	6	6	25	16	12
Son modulé + transitoires	d	0	1	6	6	7	13	9
Son modulé + transitoires	e	3	7	8	5	43	23	15
Notes hautes composées par du bruit blanc	f	0	1	2	8	10	11	10
Séquence composée des chants b c d e.	g	10	9	6	2	70	27	21

fréquence que le chant naturel, il est également organisé en motifs, mais le son étant continu il ne comporte pas de transitoires de niveau (sauf au début et à la fin du "chant").

Son pouvoir réactogène est à peu près nul. (tableau 15)

Expérience b. - Son discontinu modulé en fréquence selon ce même rythme.

Afin d'isoler les notes les unes des autres, le signal précédent fut découpé en fragments sonores ayant une durée de 0,05 s et séparé par des silences de 0,025 s (fig. 24 a), ce qui eut pour conséquence l'apparition de nombreux transitoires de niveau.

Le pouvoir réactogène de ce signal est de 31 % de celui du chant naturel pris comme témoin. (tableau 15).

Les notes obtenues précédemment, quoique non identiques entre elles, avaient cependant de grandes analogies morphologiques. Dans les trois chants synthétiques qui vont être décrits, ce caractère sera conservé entre les notes d'un même signal.

. Expérience c. - Son discontinu modulé en fréquence selon un rythme lent.

La modulation de fréquence fut réalisée relativement lentement. Les rythmes de découpage et de modulation du signal furent réguliers et de valeurs proches mais différentes (fig. 21). Ces dernières ont été choisies de façon telle qu'elles soient représentées par des nombres premiers entre eux. Cette précaution a pour conséquence que les deux phénomènes ne peuvent jamais être synchrones car à chaque cycle le déphasage se modifie légèrement et progressivement. Chaque note a donc une portion commune avec ses deux voisines, mais en diffère légèrement (légèrement car les valeurs des rythmes de modulation et de découpage sont proches l'une de l'autre). L'évolution de cette modification s'effectue

progressivement dans le temps selon une loi non aléatoire. Elle n'affecte que les portions de la note contiguës à son établissement et à son extinction. Ainsi se trouve reproduit le phénomène naturel d'évolution progressive et de parenté morphologique entre les notes d'un même motif.

La valeur réactogène de ce signal construit avec six motifs, alternés hauts et bas, mais dont toutes les notes présentent d'étroites parentés morphologiques, est de 25 % de celle du chant naturel pris comme témoin. (tableau 15).

. Expérience d. - Son discontinu modulé en fréquence (fréquences "impures").

Ce signal, comportant 6 motifs, est réalisé en utilisant la méthode déjà décrite en c. Elle diffère seulement par un rythme plus rapide de la modulation et par le contenu fréquentiel de chaque note. La figure 22 montre qu'elles ne sont pas uniquement constituées par des fréquences pures.

Son pouvoir réactogène est de 15 % de celui du chant naturel pris comme témoin. (tableau 15).

. Expérience e. - Son discontinu modulé en fréquence selon un rythme aléatoire.

Ce signal (fig. 23), également composé de 6 motifs, fut construit selon le même procédé que celui utilisé en c et d. Il n'en diffère que par la méthode de modulation. Au lieu d'être effectuée selon un rythme et une amplitude réguliers, elle fut faite au hasard. Ce rythme fut celui de l'apparition d'une fréquence pure dans un bruit blanc. Les variations de l'amplitude de la modulation étaient commandées par les fluctuations de niveau de cette même fréquence.

Son pouvoir réactogène est de 43 % de celui du chant naturel pris comme témoin. (tableau 15).

. Expérience f. - Motifs hauts constitués par des sons complexes (fréquences "impures).

Ce signal n'est que partiellement synthétique. Les trois motifs bas qu'il comporte furent extraits d'un chant naturel. Ils étaient séparés par trois motifs hauts dont les notes furent construites en interrompant du bruit blanc selon un rythme réguler (0,05 s de silence suivi de 0,05 s de signal). Les notes n'étaient donc pas composées par des fréquences pures mais par un son complexe.

Le pouvoir réactogène d'un tel signal est de 10 % de celui du chant naturel pris comme témoin. (tableau 15).

. Expérience g. - Groupement en une séquence de quelques-uns des signaux précédents.

Les signaux précédents (b à e) ont été montés consécutivement selon la succession c; d; e; b; d; c; b; e afin de constituer une séquence. Un silence de 5 secondes les séparait.

La valeur réactogène de cette séquence est de 70 % de celle du chant naturel pris comme témoin. (tableau 15).

b. Discussion des résultats.

Un signal de synthèse, si sa construction est parfaite, doit à la limite ne pas pouvoir être discerné du signal naturel par les comportements qu'il est susceptible d'induire chez un individu récepteur. Il devra donc :

1. Déclencher la réaction.
2. L'entretenir et agir sur son intensité.
3. L'orienter.

Le signal "a" déclenche deux comportements chez l'individu récepteur. Il y induit un chant dont le rythme et les motifs sont le plus souvent imités d'après le signal expérimental.

Ce sont là deux comportements caractérisant le début de la chaîne des réactions territoriales. Il est cependant plus prudent, pour interpréter le pouvoir réactogène d'un tel signal, de ne pas attribuer de valeur territoriale à ces comportements. La justification de cette précaution réside dans le fait qu'un grand nombre de bruits, sans aucune similitude avec les signaux de rouge-gorge, sont capables de déclencher le chant. Ce résultat peut, par exemple, être obtenu lors de la mise en marche des moteurs d'un magnétophone, l'ouverture d'un robinet d'eau, la diffusion d'un bruit blanc et, d'une manière générale, par toute modification brusque de la nature du bruit de fond (changement d'ambiance acoustique). Le chant peut également être déclenché par le seul fait de la présence de l'expérimentateur sur le territoire de l'oiseau. Dans ce dernier cas, il s'agit là effectivement d'une réaction à caractère territorial mais qui masque celle éventuellement induite par le signal à éprouver. L'adoption du rythme du signal expérimental ne doit pas être non plus retenue comme critère de la valeur territoriale. Il a été montré (KNEUTGEN, 1964 b) que tout bruit ayant un caractère répétitif pouvait, dans certaines limites, imposer son rythme à beaucoup de manifestations psychologiques ou même physiologiques. Le signal "a" ne possèdant pas une valeur déclenchante supérieure à celle des bruits qui viennent d'être cités, il ne lui sera pas reconnu de pouvoir réactogène. Le seul argument qui puisse plaider contre cette interprétation et la faire considérer comme trop sévère est l'observation, dans quelques cas, d'une imitation grossière de la part de l'oiseau des notes du signal synthétique. Ces dernières étant très différentes du chant naturel, il est facile d'observer ce phénomène qui apparaît très nettement et doit être considéré comme un indice de comportement territorial car le rouge-gorge adulte ne se livre pas à de telles imitations en dehors de ces circonstances. La valeur

réactogène du signal "a" a été interprétée comme nulle ou douteuse. De toute façon, elle ne peut qu'être très faible. Ce signal correspond cependant à un seuil au voisinage duquel apparaît le pouvoir réactogène. Il est dû à ce que le chant naturel et le signal de synthèse présentent quelques similitudes. Ces dernières consistent en une bande de fréquence commune et une disposition en motifs. Ceci vient appuyer les conclusions antérieures relatives à l'importance des fréquences et à la syntaxe des notes (voir Chapitre III et I). Une confirmation supplémentaire de ces résultats sera apportée par les séries expérimentales b; c; d; e où la réaction de l'oiseau récepteur ne fait l'objet d'aucun doute, quant à sa signification.

Le signal "b" est tout aussi monotone que le précédent dont il est issu. Il en diffère seulement par un caractère relatif à la forme des notes. Au lieu d'être réunies en un son continu, elles sont séparées par des silences et, de ce fait, comportent des transitoires de niveau. Bien que ces derniers aient des pentes, donc des compositions spectrales qui ne peuvent pas être rigoureusement identiques à celles du chant naturel, leur présence augmente très notablement la valeur réactogène du signal qui acquiert la faculté d'orienter le comportement de l'individu récepteur. La présence de transitoires, indépendamment des fréquences qui leur font suite, est donc un élément essentiel de la note.

Les signaux b. c. d. e. ont sensiblement les mêmes caractéristiques. Ils ne diffèrent les uns des autres que par la forme des notes qui les constituent. Le pouvoir réactogène de chacun d'entre eux étant du même ordre de grandeur, il se trouve confirmé que la forme des notes n'est pas un paramètre d'une importance capitale. Bien que les différences comportementales attachées à chacun de ces signaux soient faibles, elles méritent toutefois d'être analysées. Le chant

"d" est celui qui a le pouvoir réactogène le plus faible. Une des causes de ce résultat pourrait être relative à quelques-unes des notes qui ne sont pas des fréquences pures mais contiennent des harmoniques de niveau élevé ou sont constituées par des bruits complexes. Le résultat de la série expérimentale "f" autorise cette interprétation, le très faible pouvoir réactogène de ce signal étant dû à ce que les notes hautes de ce chant ne sont pas des fréquences pures. FALLS (1962) aboutit à des conclusions similaires relatives au chant de Zonotrichia albicolis qui, chez cette espèce, est composé de fréquences pures. En y adjoignant des harmoniques, le pouvoir réactogène de ce signal disparaît. Le chant "e" ne diffère des autres signaux (b, c, d) précédemment cités que par la constitution de ses notes. Lors de leur construction, la modulation ne fut pas réalisée selon une amplitude et un rythme réguliers, mais au hasard. Le pouvoir réactogène de ce signal est supérieur à celui de tous les autres. Cette amélioration ne semble pas devoir être attribuée à la forme particulière des notes, mais à leur diversité. Il est très peu probable que ces particularités de forme, qui ne sont que le résultat d'un hasard de construction, coïncident avec celles que le rouge-gorge est susceptible d'inclure dans son chant naturel. Il est préférable de ne voir là qu'une preuve supplémentaire de la non intégration par cet oiseau de la plupart des informations liées au détail de la forme des notes. Par déduction il ne reste qu'une augmentation de la diversité des éléments constitutifs du signal comme cause probable de l'amélioration de son pouvoir réactogène. L'importance de la diversité avait déjà été mise en évidence lors des altérations progressives du chant naturel (cf. chapitre relatif à la syntaxe). Elle réapparaît ici lors de la reconstitution de ce signal. La série expérimentale "g" est particulièrement démonstrative de la valeur réactogène de ce paramètre. Chacun des chants constituant cette séquence, diffusés d'une manière répétitive, n'avait qu'un

pouvoir réactogène médiocre. Ce dernier s'est trouvé considérablement accru lorsque ces mêmes chants furent distribués au hasard afin de constituer une séquence où chacun d'entre eux n'apparaissait que deux fois. C'est donc bien la diminution de la monotonie du signal, et elle seule, qui est la cause de l'amélioration du pouvoir réactogène.

Les séries expérimentales antérieures ont permis de reconnaître un certain nombre des paramètres physiques supportant l'information. L'introduction progressive de ces éléments dans le signal de synthèse étant accompagnée d'une augmentation corrélative du pouvoir réactogène, l'exactitude des résultats acquis antérieurement s'en trouve confirmée. Des connaissances nouvelles ont été apportées. Elles sont relatives à la pureté des fréquences composant les notes, à la nécessité de la présence de transitoires de niveau dont la composition spectrale n'est pas un facteur critique.

VI. MECANISMES SUSCEPTIBLES D'ASSURER AUX SIGNAUX UNE VALEUR SPECIFIQUE OU INTERSPECIFIQUE.

L'expérimentation antérieure a montré que le pouvoir d'induction comportementale du signal naturel résultait d'une sommation des propriétés réactogènes de quelques-uns - parmi la totalité - de ses paramètres. Au cours des tentatives de synthèse il fut précocement rencontré un stade où le signal possédait un nombre suffisant de paramètres réactogènes pour induire quelques réactions chez le rouge-gorge. De tels signaux avaient une constitution très simple. De ce fait, ils pouvaient être contenus en totalité dans les signaux naturels d'autres espèces. Puisqu'un comportement peut être déclenché par un petit nombre de paramètres privilégiés, il se peut que, par hasard, quelques-uns d'entre eux, communs

à plusieurs espèces, soient précisément contenus dans le signal artificiel simplifié. Ce signal aura donc un pouvoir réactogène interspécifique. Ce phénomène correspond à une réalité. Il fut effectivement rencontré au cours de l'expérimentation.
En voici quelques exemples.

Chacun des signaux synthétiques élementaires b, c, d, e, décrits au cours du chapitre précédent ont induit, à des degrés divers, des comportements interspécifiques. Ce phénomène fut très fréquent avec le signal "b" (fig. 24 a). Chez le merle (Turdus merula), il provoque une fuite accompagnée de l'émission du signal représenté fig. 24 e. Chez le rossignol (Luscinia megarhynchos), il a été observé quelques séquences complètes de défense territoriale. Le plus souvent, il n'induit chez cette espèce que des réactions incomplètes accompagnées d'imitations. Chez le troglodyte (Troglodytes troglodytes), il induit des taxies positives dans environ 10 % des cas. Toutefois, ces dernières ne sont pas toujours très franches et ont un caractère hésitant. Les attaques véritables sont rares, sauf si le signal est consécutif (environ une minute après) à la diffusion du chant de l'espèce. Dans ce dernier cas, chaque émission du signal synthétique induit une réaction analogue à celle obtenue avec le témoin spécifique. Emis dans un territoire de rougegorge, ce signal artificiel a une valeur réactogène médiocre, variable selon les individus (cf. chapitre précédent). Tous les comportements rapportés ici sont le plus souvent de faible intensité. Il ne s'agit cependant pas d'erreurs interspécifiques car ils se déroulent sur un laps de temps trop long pour que cette interprétation puisse leur être appliquée.

Discussion.

Par suite d'une convergence fortuite, il se peut qu'un paramètre réactogène soit commun à des signaux relatifs à des comportements foncièrement différents (cas du signal territorial imparfait du rouge-gorge induisant un comportement d'alarme chez le merle (fig. 24a et 24e). Une autre possibilité, plus intéressante sur le plan théorique, est la communauté de certains paramètres dans les signaux de différentes espèces, mais ayant la même fonction comportementale (cas du signal territorial imparfait du rouge-gorge qui a des éléments communs avec le chant naturel du troglodyte et du rossignol). Les "accidents" comportementaux observés lors de l'expérimentation ne se produisent pas dans la nature entre ces espèces qui ont, entre elles, une complète indépendance territoriale. Cet isolement spécifique est dû à ce que la totalité des enchaînements relatifs à ces comportements ne peuvent avoir une fréquence d'occurrence tendant vers 100 %, que si le signal comporte la totalité de ses éléments réactogènes. La pluralité de ceux-ci et leur mode d'association constituent un caractère indispensable pour obtenir le déroulement normal du comportement et assurer également l'isolement spécifique. Ce dernier caractère résulte du mode particulier selon lequel chaque oiseau réalise cette association. Parmi toutes les possibilités, le fait de n'utiliser que l'une d'entre elles constitue une information supplémentaire qui assure la spécificité du signal. Plus grande est la complexité de la combinaison retenue, plus elle a de chance de n'être rencontrée que chez une seule espèce. Le mécanisme d'isolement est bien illustré par le cas du rouge-gorge. Les signaux synthétiques cités dans ce chapitre ont une action interspécifique. Or, sans rien leur ajouter ou leur retrancher, mais simplement en les

combinant selon une règle de syntaxe qui est propre au rouge-gorge, leur pouvoir réactogène devient spécifique. Il apparaît donc que chez cette espèce la fonction réactogène du signal s'établit précocement dès qu'un petit nombre de paramètres sont présents. Une règle de syntaxe suffit à elle seule à le différencier des formes élémentaires monotones. Il acquiert par ce mécanisme une diversification qui lui confère une valeur spécifique et permet le déroulement normal du comportement. Il est intéressant de remarquer que cette règle de syntaxe n'a pas en elle-même de valeur réactogène. Appliquée à des sons quelconques elle ne donne naissance qu'à des "signaux" dépourvus de toute signification comportementale. Par contre, si elle est appliquée à des éléments réactogènes, elle renforce leur pouvoir déclencheur.

Il apparaît donc que l'augmentation de la complexité d'un signal tend à lui conférer une valeur spécifique. La réciproque de cette règle est-elle valable ? Il semble que l'on puisse l'affirmer. MARLER (1947) a publié les analyses au sonographe des signaux émis par plusieurs espèces au cours de comportements d'alarme ou pour "huer" un prédateur. Comme le fait remarquer cet auteur, tous ces signaux ont une structure simple et des analogies de forme. De plus, la plupart d'entre eux ont une action interspécifique parmi les espèces citées.

Il existe cependant des signaux ayant une complexité supérieure à ceux cités par MARLER mais dont le pouvoir réactogène est interspécifique. Les meilleurs exemples de ce phénomène se rencontrent parmi les cris de détresse. BUSNEL et GIBAN (1963), BREMOND (1962) ont prouvé expérimentalement l'existence d'une telle interspécificité entre plusieurs corvidés d'une part,

et entre corvidés et laridés d'autre part. Les chasseurs à la pipée ont depuis longtemps exploité ce phénomène chez les passereaux. Le récit des résultats cynégétiques obtenus montre clairement la disproportion qui existe entre le petit nombre de types de signaux qu'ils utilisaient et le nombre d'espèces chez qui ils induisaient une même taxie. Les comportements induits par ces procédés ne pouvaient l'être que par un nombre restreint de facteurs réactogènes, condition nécessaire pour que ceux-ci puissent se trouver inclus dans les répertoires d'espèces dont les signaux de détresse présentent de notables différences. Cette restriction probable du nombre des facteurs déclenchants se trouve être confirmée par l'efficacité de l'emploi d'appeaux qui ne donnent qu'une imitation incomplète du signal.

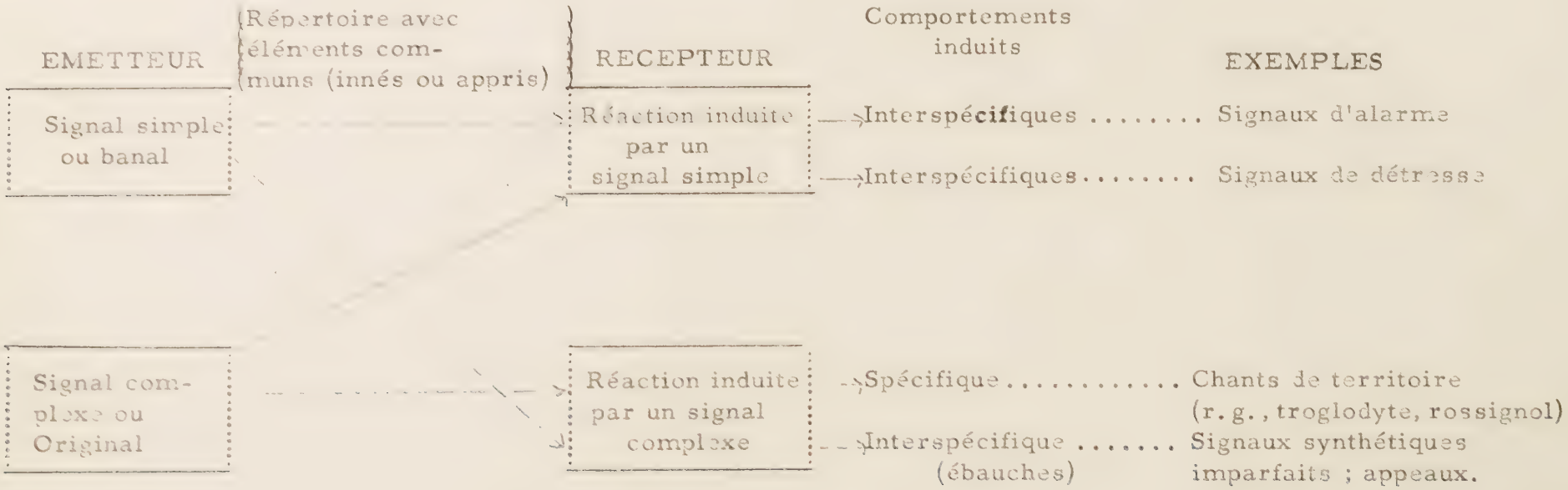
L'interprétation proposée pour les mécanismes assurant la spécificité ou l'interspécificité des signaux est résumée par le tableau 16.

Il sera conclu que la plus ou moins grande spécificité des signaux dépend de l'association de deux des quatre caractéristiques suivantes :

- Au niveau de l'émetteur : les signaux simples sont aptes à avoir une valeur interspécifique et inversement pour les signaux complexes.

- Au niveau du récepteur : le même comportement sera observé chez plusieurs espèces s'il peut être déclenché par un signal simple. L'inverse se produira s'il exige un signal complexe.

Tableau 16 : Mécanismes assurant la spécificité ou l'inter spécificité des signaux.



C O N C L U S I O N

Comparativement à d'autres espèces, le rouge-gorge possède relativement peu de signaux acoustiques. Par contre, son chant est très diversifié. Ce signal est de beaucoup celui dont le taux d'émission est le plus élevé, tant au cours d'une journée que lors du cycle annuel. Il apparaît, comme LACK (1943) l'a montré, que le rouge-gorge consacre beaucoup de temps à surveiller son territoire et à en proclamer la propriété au moyen de son chant. Ce signal doit donc, chez cette espèce, revêtir une importance particulière. Il était permis de supposer qu'au cours de l'évolution il avait donné prise à la sélection. On pouvait espérer se trouver en présence d'un signal très élaboré et bien adapté à ses fonctions. Les résultats apportés par cette étude semblent autoriser une telle conclusion.

Les paramètres physiques du signal naturel ont été soumis à l'analyse statistique. Certains se sont révélés peu variables, d'autres au contraire, très fluctuants. Une corrélation pouvait être établie entre chacune de ces deux catégories de paramètres et leur rôle dans l'établissement du pouvoir réactogène du signal.

L'expérience a montré que malgré leur variabilité tous les chants naturels induisaient les mêmes comportements et avaient le même taux réactogène. Le motif est l'un des éléments le moins variable. Expérimentalement il a été montré que son importance est effectivement très grande pour la transmission

de certaines informations : c'est à son niveau qu'apparaissent la sémantique et la spécificité, qui sont deux propriétés essentielles du signal. La note est un élément variable. L'expérience a montré que sa forme pouvait être grandement altérée à condition toutefois de respecter la bande naturelle des fréquences. Or, l'analyse avait montré que cette dernière particularité apparaissait précisément comme un élément relativement stable. L'expérience a montré que ces derniers n'étaient pas des paramètres dont dépendait le pouvoir réactogène du signal. Un même paramètre n'a pas obligatoirement la même valeur pour toutes les espèces. C'est ainsi que THORPE (1965) a montré que, chez les pies grièches du genre Laniarius pratiquant le duo vocal, les silences séparant les deux éléments du duo avaient des valeurs remarquablement stables. L'information transmise repose sur la durée de ce silence. Ici encore la règle précédente reste valable. Les règles de syntaxe établies lors de l'analyse des signaux naturels du rouge-gorge peuvent se résumer en un principe général qui s'énonce : "Un maximum de diversité est apporté dans la construction des signaux et ceci à tous les niveaux, depuis la note jusqu'à la séquence". Tous les chants satisfont à ce principe. L'expérience a montré que dès que cette règle n'était plus respectée (à quelque niveau que ce soit), l'efficacité du signal s'en trouvait amoindrie.

Le pouvoir réactogène d'un signal nait de la somme des informations transmises. Les résultats obtenus au cours de ce travail permettent de conclure que la plupart (sinon la totalité) des informations sont véhiculées par les paramètres les moins fluctuants. Cette conclusion s'étend probablement à d'autres espèces que le rouge-gorge.

Une information est transmise par un groupe de paramètres qui définissent un schéma (Gestalt, pattern). Pour que le signal perçu par l'individu récepteur ait un pouvoir réactogène, il suffit que les paramètres relatifs à ces schémas aient été transmis. Ce résultat est en accord avec tous ceux issus de recherches réalisées dans des domaines autres que l'acoustique.

Dans un signal, quelle que soit la nature de la partie manquante ou altérée, la sémantique n'est pas modifiée. Seule la qualité de la réaction est affectée. On assiste à un arrêt plus ou moins précoce dans la succession type des divers enchaînements comportementaux. Il y a diminution du taux des réactions complètes analogues à celles induites par le signal naturel. La variation de ces taux n'est pas directement proportionnelle à la quantité de ce qui manque. Ces résultats sont également en accord avec ceux obtenus lors de l'altération de signaux n'étant pas du domaine acoustique.

Le signal, malgré sa diversité apparente, présente un taux de redondance qui affecte beaucoup de ses éléments. C'est ainsi que la sémantique demeure inchangée quel que soit le choix ou la succession temporelle des chants émis. Le même phénomène s'observe lorsque l'on permute des motifs ou des notes de même type. Le nombre des combinaisons théoriquement possibles entre les deux types de motifs est beaucoup plus élevé que celui autorisé par les règles syntaxiques. Là apparaît encore le phénomène de redondance. La théorie de

l'information indique qu'une augmentation du taux de redondance favorise l'intelligibilité du signal qui de ce fait a une efficacité accrue. Il est plus surement perçu par le récepteur malgré les bruits circulant dans le canal.

La signalisation acoustique du rouge-gorge est très différente du langage, puisque toute modification du signal ne peut que ou laisser la sémantique inchangée ou la faire disparaître totalement. Ces variations permettent la transmission d'autres informations supplémentaires telles que la spécificité, l'état psycho-physiologique, l'identité de l'émetteur ou la désignation de l'adversaire. Ces possibilités informatives supplémentaires se font donc sans porter préjudice à la fonction principale du signal qui reste la transmission d'informations relatives à la possession du territoire.

L'étude des signaux acoustiques est toute récente. Celle des mécanismes assurant la transmission de l'information l'est plus encore et les recherches portant sur ce thème sont encore peu nombreuses et fragmentaires. Toutefois, il semble déjà possible de conclure que conformément à ce qui a été observé chez le rouge-gorge, les principes de la signalisation acoustique ne paraissent pas être fondamentalement différents de ceux déjà connus pour d'autres type de signaux.

R E S U M E

Un travail préliminaire a consisté à établir le répertoire des signaux acoustiques chez le rouge-gorge. La sémantique de chacun d'entre eux a été recherchée par observation des comportements qui y étaient associés lors de séquences naturelles de comportement et lors de la diffusion de ce signal par un haut-parleur. Les paramètres physiques des signaux ont été analysés et leur variabilité fut mesurée.

Les chants en relation avec la défense du territoire ont été retenus afin de réaliser l'étude proposée. Leur complexité de structure et la régularité des comportements qu'ils induisent furent des conditions se prêtant bien à la réalisation d'une expérimentation ayant pour but la mise en évidence des éléments physiques assurant le déclenchement de la réaction. Pour parvenir à ce résultat, des signaux naturels ont été altérés selon divers processus dont les conséquences physiques étaient toujours connues tant qualitativement que quantitativement. De plus, l'altération n'a jamais porté que sur un seul paramètre, chacun d'entre eux ayant été étudié au cours de séries expérimentales distinctes. Les signaux modifiés dans ces conditions ont été diffusés par haut-parleur en présence d'un individu récepteur dont la réaction permettait une interprétation objective de la valeur réactogène. Cette dernière fut chiffrée en la comparant à celle d'un témoin qui était ce même signal non modifié. Cette méthode comparative eut pour résultat d'éliminer la plupart des causes de variation dues à l'hétérogénéité de la population naturelle de rouge-gorge. L'expérimentation ne fut réalisée qu'en nature sur des oiseaux sauvages entotale liberté.

Il existe des relations entre les signaux acoustiques, optiques et les divers paramètres relatifs au territoire. Leur analyse devait permettre l'interprétation des comportements observés. L'étude du territoire a porté sur son aspect, sa taille, les modes de délimitation de ses frontières, les postes de chant, la propagation des signaux au travers de la végétation. Des phénomènes comportementaux propres aux individus récepteurs pouvaient également modifier la qualité de la réaction induite. Ils ont été recensés et étudiés. C'est ainsi que fut établie expérimentalement la hiérarchie entre les signaux optiques et acoustiques, la reconnaissance acoustique interindividuelle ainsi que le phénomène de désignation de l'adversaire. L'accoutumance a été mise en évidence. Il a été montré que l'intensité des réactions territoriales variait selon un rythme saisonnier et subissait également des fluctuations nychtémérales. Elles subissent également l'influence de facteurs de nature inconnue, probablement en relation avec les conditions météorologiques.

La syntaxe est apparue comme étant un paramètre très important quelque soit le niveau auquel elle est appliquée. Elle exprime le fait que le signal est très diversifié, c'est-à-dire, constitué avec le minimum de monotonie. Elle est l'un des supports les plus importants de l'information sémantique et spécifique. Tous les éléments de même catégorie et de même type sont interchangeables, donc équivalents entre eux, puisque toutes les combinaisons ont une même sémantique. De ce fait, le signal possède un taux élevé de redondance qui accroît son intelligibilité et par voie de conséquence sa probabilité d'être perçu par le récepteur.

Les paramètres de durée des divers éléments n'ont que peu d'influence sur la valeur réactogène du signal et le rythme peut être modifié sans grand inconvénient.

Les paramètres relatifs aux fréquences acoustiques ne doivent pas être altérés. Dans le cas contraire, le signal perd beaucoup de son pouvoir réactogène. Les fréquences hautes ont une importance plus grande que les fréquences basses. La notion de rapport harmonique, pas plus que celle du sens des modulations de fréquences (ascendantes ou descendantes) n'ont de valeur dans les comportements territoriaux. La forme générale des notes peut être modifiée ainsi que leur contenu fréquentiel.

Le niveau global du signal est un paramètre d'ordre secondaire. S'il est abaissé notablement en dessous de sa valeur naturelle les réactions induites deviennent irrégulières. Par contre, la valeur réactogène du signal est grandement affectée si cette altération ne porte que sur les notes hautes du chant.

Le signal a été progressivement reconstitué par voies de synthèse. Sa valeur réactogène s'est accrue au fur et à mesure qu'étaient introduits les paramètres reconnus antérieurement comme étant réactogènes. Ces résultats confirment les conclusions tirées de l'expérimentation antérieure. De plus, il a été montré que les notes devaient être composées par des fréquences pures.

Il a été montré que les chants d'autres espèces contenaient des éléments inclus dans le chant du rouge-gorge. La spécificité de ce signal repose plus sur des règles syntaxiques que sur des différences dans la structure des notes.

ALFORD, C.A. (1925) - Effect of weather on the song impulse.
Brit. Birds, 18, 306-312.

ARMSTRONG, E.A. (1955) - The wren. London.

BRACKBILL, H. (1943) - A nesting study of the wood thrush (Hylocichla mustelina).
Wilson Bull. 55, nº 2, 73-87.

BRACKBILL, H. (1958) - Nesting behaviour of the wood thrush.
Wilson Bull., 70, nº 1, 70-89

BREMOND, J.C. (1962) - Etude sur certains signaux acoustiques provoquant le rassemblement et la dispersion des pies (Pica pica).
Angewandte Ornithol., 1, nº 2, 49-63

BUFFON (de), G.L., (1790) - Histoire naturelle, générale et particulière.
Oiseaux. 9, 209-218

BOURLIERE, F. (1951) - Vie et moeurs des Mammifères. Payot, Paris.

BURKIT, J.P. (1924) - A study of the robin by means of marked birds.
Brit. Birds, 17, 294-303.

BUSNEL, R.-G., DUMORTIER, B. (1955) - Phonoréactions du mâle d'Hyla arborea à des signaux acoustiques artificiels.
Bull. Soc. Zool. Fr. 80, 66-69.

BUSNEL, R.-G., GIBAN, J. (1960) - La protection acoustique des cultures et autres moyens d'effarouchement des oiseaux.
Ann. des Epiphyties, 11, nº h.s., 1-246.

BUSNEL, R.-G., GIBAN, J. (1963) - Le problème des oiseaux sur les aérodromes.
Colloque. Institut National de la Recherche Agronomique. Paris.

COLLIAS, N.E., (1963) - A spectographic analysis of the vocal repertoire of the african village weaverbird.
Condor, 65, nº 6, 517-527.

DAVIS, J., FISLER G.F., DAVIS, B.S. (1963) - The breeding biology of the western flycatcher.
Condor, 65, nº 5, 337-382.

DELIUS, J.D. (1963) - Das Verhalten der Feldlerche.
Z.f. Tierpsychol., 20, Heft 3, 297-348.

FALLS, J.B. (1963) - Properties of bird song eliciting responses from territorial males.
Beh. : Gen, Stud., Proc., 13 Int. Ornithol. Congr. 259-271.

GOETHE, F. (1955) - Beobachtungen bei der Aufzucht junger Silbermöwen.
Thierpsychol. 12, n° 3, 402-433.

GOMPERTZ, T., (1961) - The vocabulary of the great tit.
Brit. Birds, 54, 369-418.

GOODWIN, D., (1952) - A comparative study of the voice and some aspects of behaviour in two Old World jays.
Behaviour, 4, 293-316

GOODWIN, D. (1956) - Further observations on the behaviour of the jay
(Garrulus glandarius).
Ibis, 98, 186-219.

GRASSÉ, P.P. (1942) - L'essaimage des termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif.
Bull. Biol. France et Belgique, 76, 347.

GRIMES, L.G. (1966) - Antiphonal singing and call notes of Lanius barbarus barbarus.
Ibis, 108, 122-126.

GWINNER, E., KNEUTGEN, J. (1962) - Über die biologische Bedeutung der "zweckdienlichen" Anwendung erlernter Laute bei Vögeln.
Z.f. Tierpsychol., 19, Heft 6, 692-696.

HEDIGER, H. (1953) - Les animaux sauvages en captivité. Payot. Paris.

HEINROTH, O. (1911) - Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden.
Verh. V. Int. Ornithol. Kongr., Berlin.

IMPERKOVEN, M. (1962) - Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers (Acrocephalus scirpaceux).
Rev. Suisse de Zool., 69, 77-191.

KNECHT, S. (1940) - Über den Gehörsinn und die Musikalität der Vögel.
Z. vergl. Physiol., 27, 169-232.

KNEUTGEN, J. (1964a) - Über die künstliche Auslösbarkeit des Gesanges der Schamadrossel (Copsychus malabaricus).
Z.f. Tierpsychol., 21, Heft 1, 124-128.

KNEUTGEN, J. (1964b) - Beobachtungen über die Anpassung von Verhaltensweisen an gleichförmige akustische Reize.
Z. f. Tierpsychol., 21, Heft 6, 763-779.

LACK, D. (1943) - The life of the robin. London.

LÖHRL, H. (1958) - Das Verhalten des Kleibers (Sitta europaea caesia Wolf).
Z. f. Tierpsychol. 15, Heft 2, 191-252.

LORENZ, K.Z. (1939) - Vergleichende Verhaltensforschung.
Zool. Anz. Suppl.,12, 69-102.

LORENZ, K.Z. (1952)- King Salomon's ring. Methuen. London.

MARLER, P. (1955) - Vocal communication in the chaffinch (Fringilla coelebs). Proc. Ass. f. Study of Animal Beh., 3, n° 2, 35.

MARLER, P. (1956) - The voice of the chaffinch and its function as a language.
Ibis, 98, 231-261.

MARLER, P. (1957) - Specific distinctiveness in the communication signals of birds.
Behaviour, 11, 13-39

MARLER, P. (1960) - Bird songs and mate selection. Animal Sounds and communication.
Am. Inst. of Biol. Sciences, 7, 348-367.

MAYAUD, N. (1950) - in GRASSÉ, Traité de Zoologie. Oiseaux.
Vol. XV. Masson. Paris. 539-653.

MEISE, W. (1930) - Revierbesitz um Vogelleben, eine Umschau.
Mitt. des Vers. sächs. Ornithol., 3, 49-68

MEISE, W. (1936) - Neue Ergebnisse der Revierforschung.
Mitt. des Ver. sächs. Ornithol., 5, 1-23.

MESSMER, E., MESSMER, I. (1956) - Die Entwicklung der Lautäusserungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (Turdus merula merula L.) unter natürlichen Bedingungen und nach Einzelaufzucht in schalldichten Räumen.
Z. f. Tierpsychol., 13, Heft 3, 341-441.

MULLIGAN, J.A. (1963) - Physical analysis of variation and development in the song of Melospiza melodia.
Univ. Microfilms, Inc., Ann. Arbor., MICHIGAN.

NICE, M. M. (1937) - Studies in the life history of the song sparrow (I).
Trans. Linn. Soc., N.Y. 4, 1-247.

NICE, M.M. (1943) - Studies in the life history of the song sparrow (II).
Trans. Linn. Soc., N.Y.6, 1-328.

NICOLAI, J. (1964) - Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem,
Z.f. Tierpsychol., 21, Heft 2, 129-204.

NOBLE, G.K. (1939) - The role of dominance in the life of birds.
Auk.,56,263-273.

ODUM, O. (1942) - Annual cycle of the black-capped chickadee.
Auk., 59, 499-531.

ORIANS, G.H., WILSON, M.F. (1964) - Interspecific territories of birds.
Ecology, 45, nº 4, 736-745.

SAUER, F. (1954) - Die Entwicklung der Lautäusserungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken (Sylvia c, communis Latham) im Vergleich mit später isolierten und mit wildlebenden Artgenossen.
Z.f. Tierpsychol., 11, Heft 1, 10-93.

SCHEER, G. (1952) - Beobachtungen und Untersuchungen über die Abhängigkeit des Frühgesanges der Vögel von inneren und äusseren Faktoren.
Biol. Abh., 3/4, 1-68.

SCHJELDERUP-EBBE, T. (1922) - Beiträge zur Soziologie des Haushuhns.
Z. Psychol., 88, 225-252.

SCHJELDERUP-EBBE, T. (1923) - Weitere Beiträge zur Sozial-und Individualpsychologie des Haushuhnes.
Z. Psychol., 92, 60-87.

SCHLEIDT, W. (1961 a) - Über die Auslösung der Flucht vor Raubvögeln bei Truthühnern.
Naturwiss. 48, 141-142.

SCHLEIDT, W. (1961b) - Reaktionen von Truthühnern auf fliegende Raubvögel und Versuche zur Analyse ihrer AAM's.
Z. Tierpsychol., 18, 534-560

SERMET, E. (1964) - La nidification du rouge-gorge (Erithacus rubecula) en 1963 dans la région de Grandson.
Nos Oiseaux, 27, nº 297, 339-341.

SMITH, R.L. (1959) - The song of the grasshopper sparrow.
Wilson Bull., 71, nº 2, 141-152.

STADLER, H. (1930) - Vogeldialekt.
Alauda, Suppl. 1, 1-66.

STADLER, H.(1934)- Der Vogel kann transponieren.
Ornithol. Monatsschr., 59, nº 1/2, 1-9.

STEINBACHER, G. (1953) Zur Biologie der Amsel.
Biol. Abh., 5, 1-32.

STENGER WEEDEN, J., FALLS, J.B. (1959) - Differential responses of male ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals.
Auk., 76, 343-351.

THIELCKE, G. (1961) - Stammesgeschichte und geographische Variation des Gesanges unserer Baumläufer (Certhia familiaris L. und Certhia brachydactyla Brehm).
Z.f. Tierpsychol., 18, Heft 2, 188-204.

THIELCKE, G. (1962) - Versuche mit Klangattrappen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumläufer Certhia familiaris L., C. brachydactyla Brehm und C. americana Bonaparte.
J.f. Ornithol., 103, Heft 2/3, 266-271.

THORPE, W.H. (1954) - The analysis of bird song.
Proc. Roy. Inst., 35, nº 161, 1-13.

THORPE, W.H. (1958a) - Further studies on the process of song learning in the chaffinch (Fringilla coelebs Gengleri).
Nature, 182, 554-557.

THORPE, W.H. (1958b) - The nature and characteristics of sub-song.
Brit. Birds, 51, 509-514.

THORPE, W.H. (1965) - Origin and significance of the power of vocal imitation, with special references to the antiphonal singing of birds.
Nature, 208, 219-222.

TINBERGEN, N. (1948) - Social releasers and the experimental method required for their study.
Wilson Bull., 60, 6-52.

TINBERGEN, N. 1952 - The study of instinct. Clarendon Press, Oxford.

TRETZEL, E. (1964) - Über das Spotten der Sing vögel, insbesondere ihre Fähigkeit zu spontaner Nachahmung.
Verh, d. Deutsch. Zool. Ges., Kiel, Zool. Anz., 28, Suppl., 556-565.

TROUCHE, L. (1939) - Nouvelles observations sur les manifestations vocales de la bouscarle de cetti (Cettia cetti).
Alauda, 111, n° 2-4, 181-210.

TSCHANZ, B. (1964) - Beobachtungen und Experimente zur Entstehung der "persönlichen" Beziehung zwischen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen.
Verh, Schweiz. Naturforsch. Ges. (Zürich), 211-216

WASSILJEW, P. (1933) - Über das Unterscheidungsvermögen der Vögel für die hohen Töne.
Z. vergl. Physiol., 19, 424 - 438.

Fig. 1: Trois chants émis consécutivement par un même individu lors d'un comportement d'affirmation de possession de territoire. Dans cet exemple, les chants comportent respectivement 4, 4 et 7 motifs. (Analyse des fréquences en fonction du temps.).

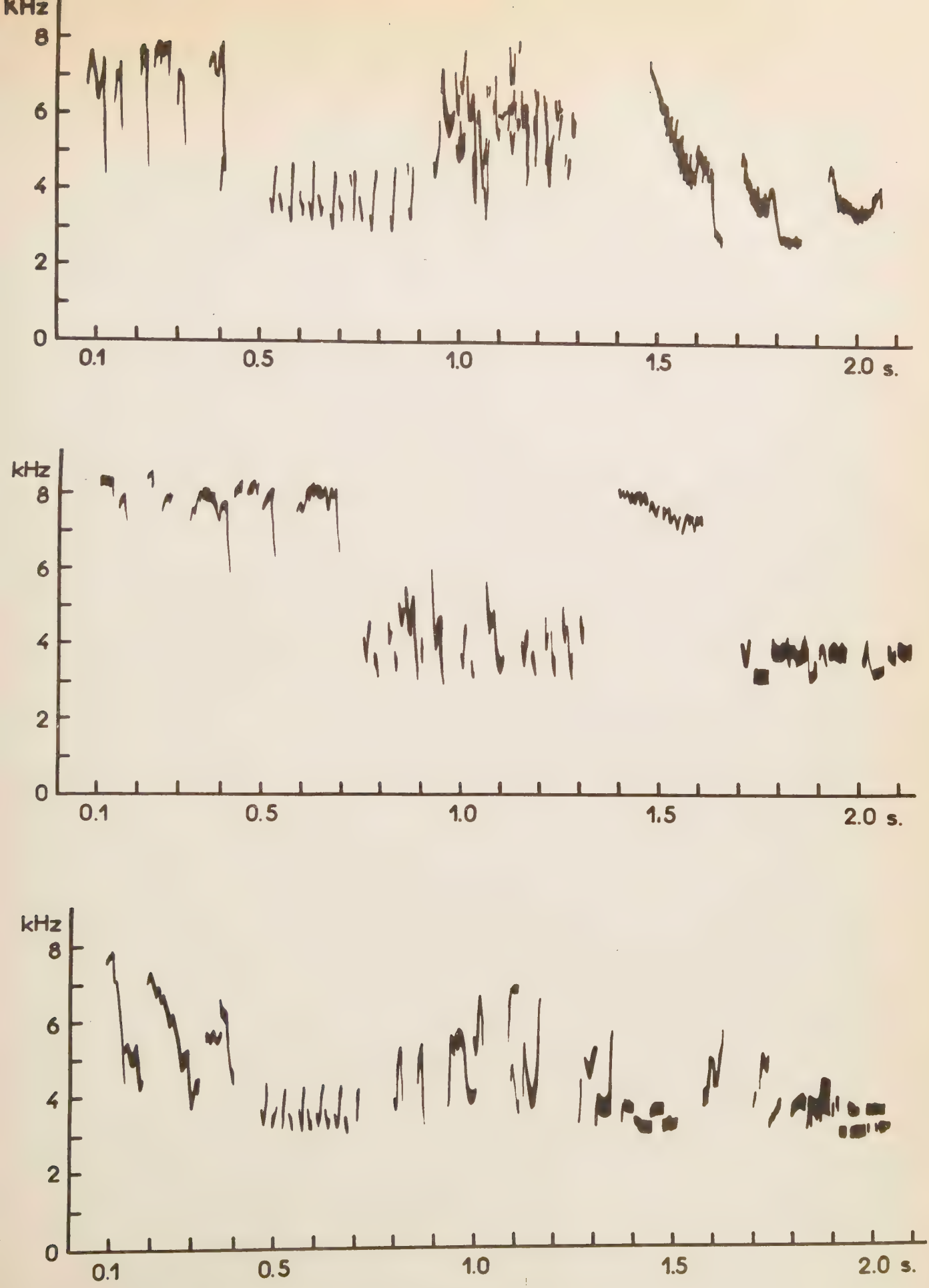

kHz
8
6
4
2
0
0.1
0.5
1.0
1.5
2.0 s.
kHz
8
6
4
2
0
0.1
0.5
1.0
1.5
2.0 s.
kHz
8
6
4
2
0
0.1
0.5
1.0
1.5
2.0 s.

Figure 1

Fig. 2: Distribution des niveaux en fonction des fréquences dans le chant de l'adulte.

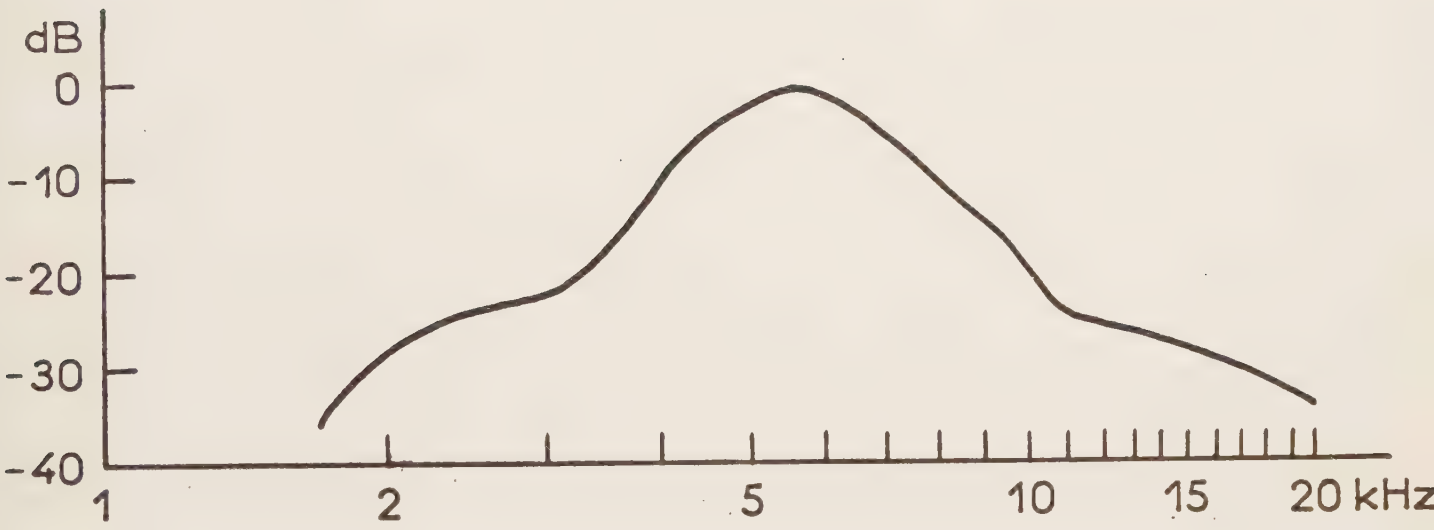


Figure 2

Fig. 3: Les notes, d'après leur morphologie, ont été classées en 5 types principaux, chacun d'entre eux comportant des variantes.

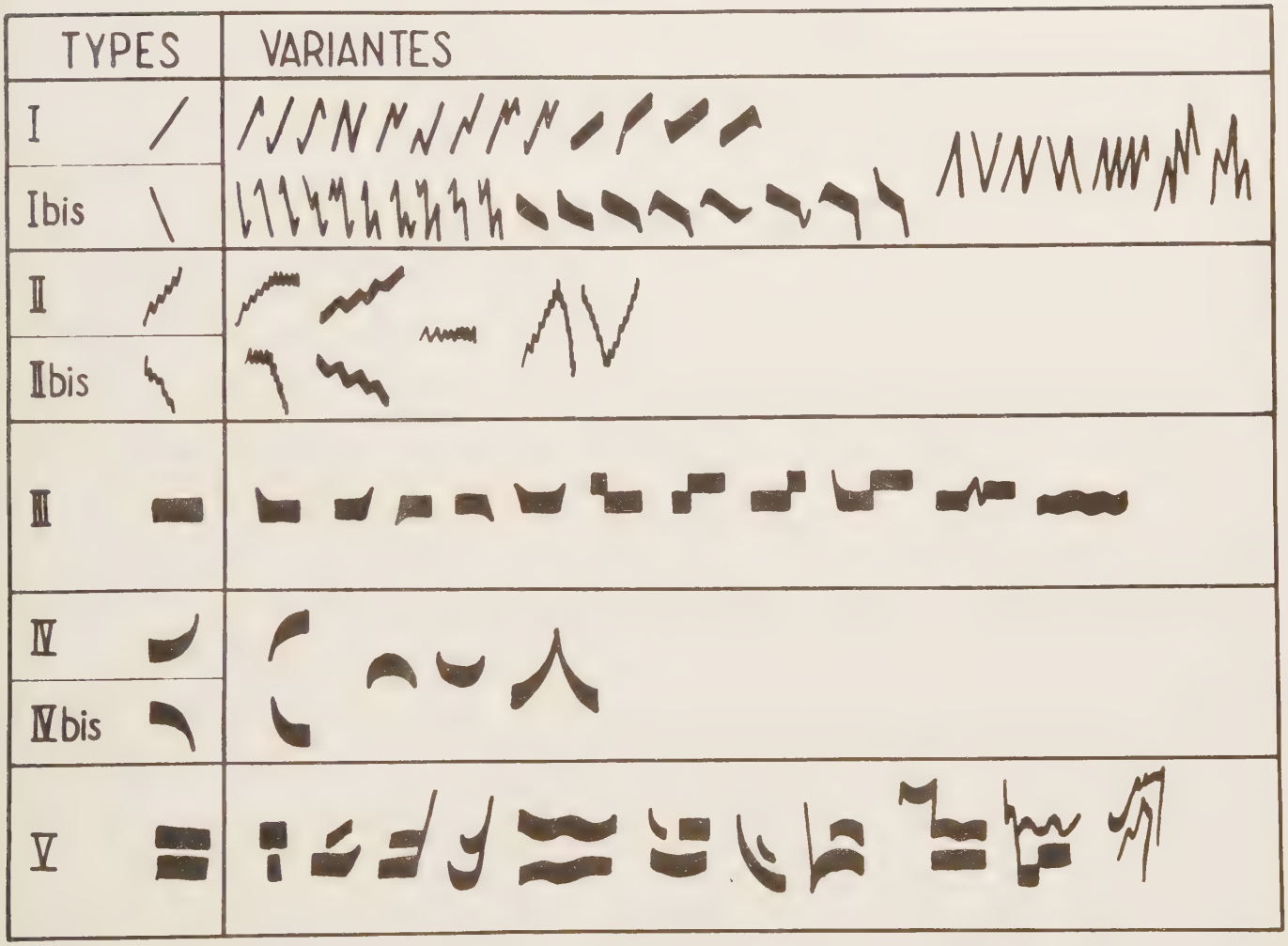


Figure 3

Fig. 4: Les types définis fig. 3 peuvent se combiner entre eux, chaque combinaison donnant naissance à des variantes.

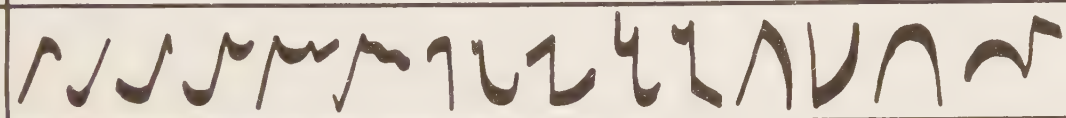
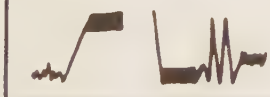
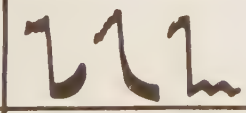
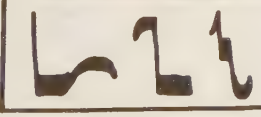
TYPES	COMBINAISONS
I/II	
I/III	
I/IV	
II/III	
II/IV	
I/II/III	
I/II/IV	
I/III/IV	

Figure 4

Fig. 5: Taux d'occurence (en ordonnée) des différents types morphologiques de notes, tels qu'ils sont rencontrés dans le chant des adultes.

Figure 5

Fig. 5: Signaux autres que le chant:

a - "tic".

b - signal accompagnant les coups de bec lors d'un combat.

c - signal d'alarme.

d - signal de contact du jeune ("zip").

e - signal de gavage (l'évolution temporelle de la forme de notes est similaire à celle qui se retrouve dans les motifs du chant de l'adulte).

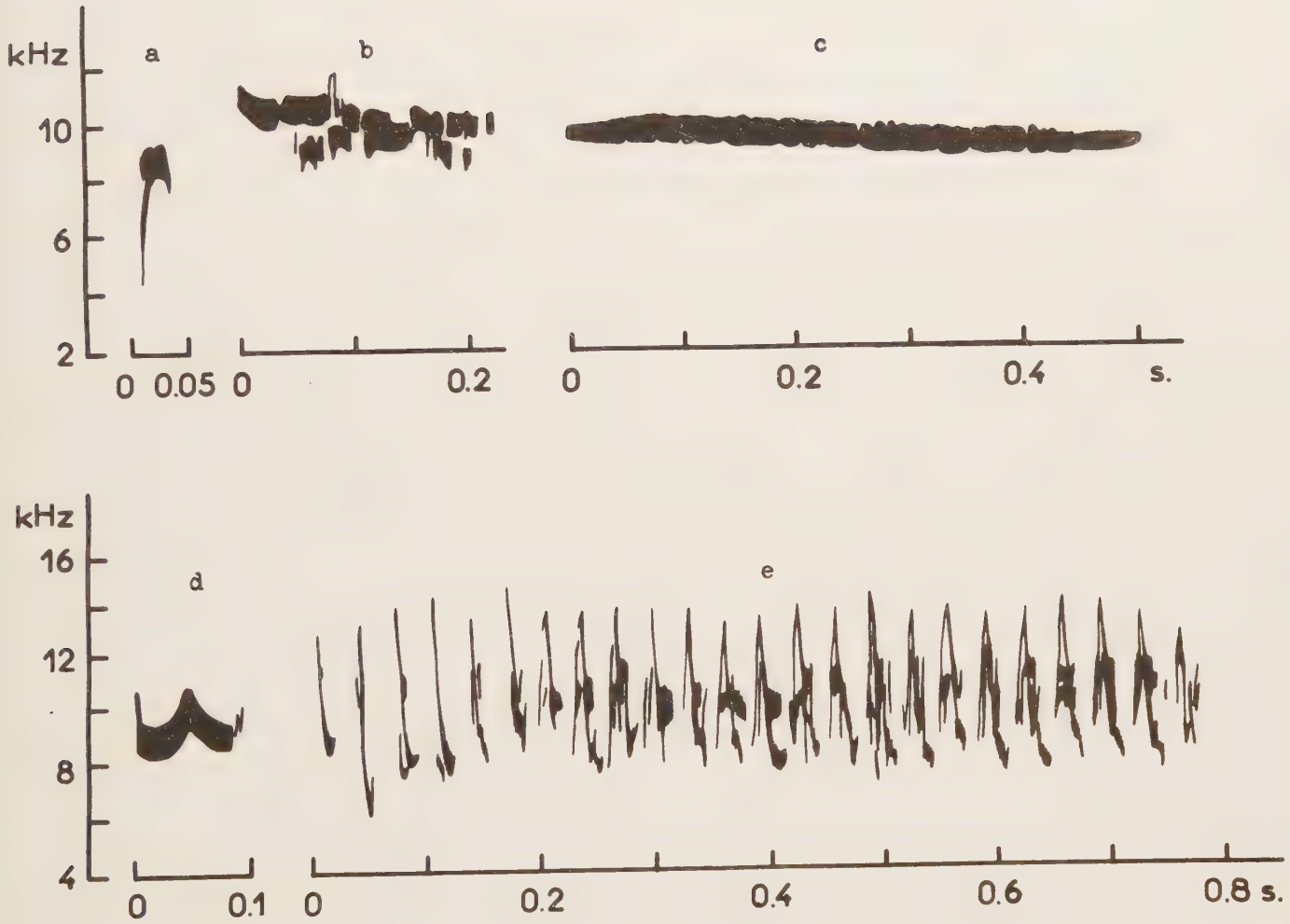


Figure 6

Fig. 7: Fréquence d'utilisation des divers signaux du répertoire tout au long de l'année (de Juillet à Juin). Comparaisons avec les comportements territoriaux:

graphique a: fluctuation saisonnière du comportement territorial.

graphique b: _____ chant de défense du territoire;
..... chant de combat;
- - - - chant des jeunes individus.

graphique c: _____ "tic";
..... "zip";
----- alarme.

(Le graphique a est modifié d'après [illegible])

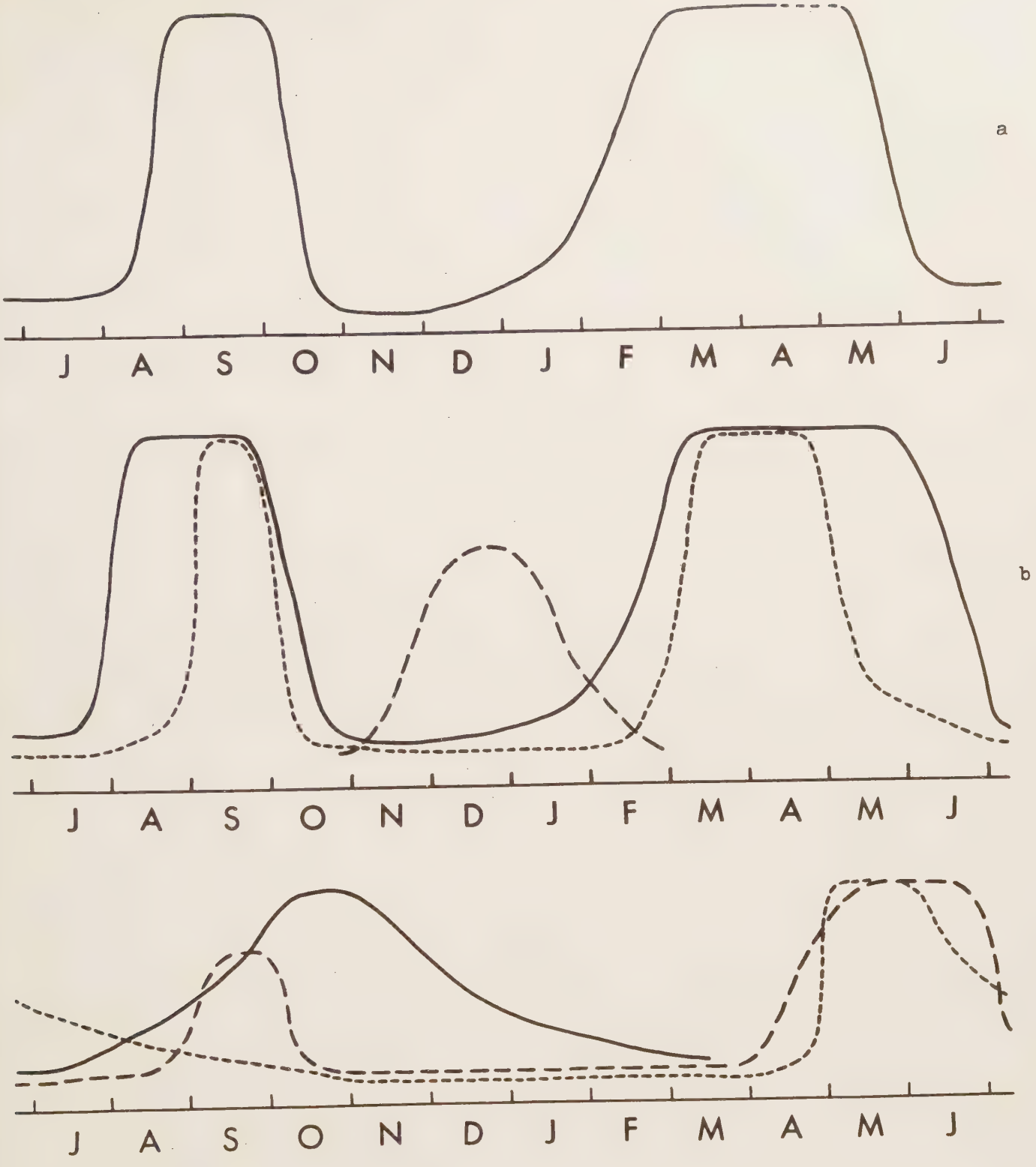


Figure 7

Fig. 8: Propagation du son au travers de la végétation (jeune taillis). L'atténuation est d'autant plus sensible que la fréquence est plus élevée.

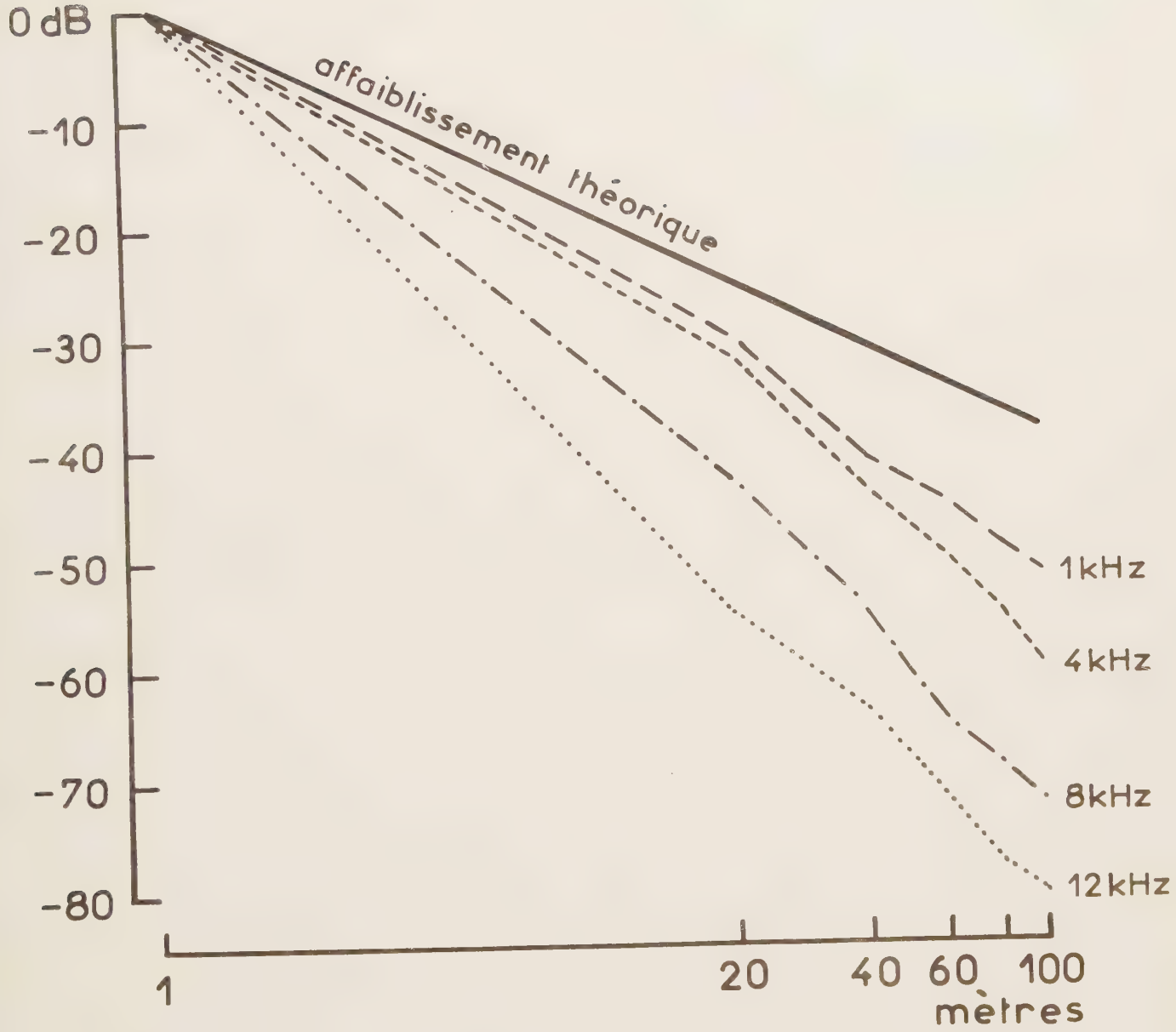

0 dB
-10
-20
-30
-40
-50
-60
-70
-80
affaiblissement théorique
1kHz
4kHz
8kHz
12kHz
1
20
40
60
100
mètres

Figure 8

Fig. 9: Reconnaissance acoustique interindividuelle. Un nouveau venu C chante dans le territoire de l'individu A (1) ou à la limite de deux territoires (2). Malgré la suppression de A, il induit chez B des comportements agonistiques (3).

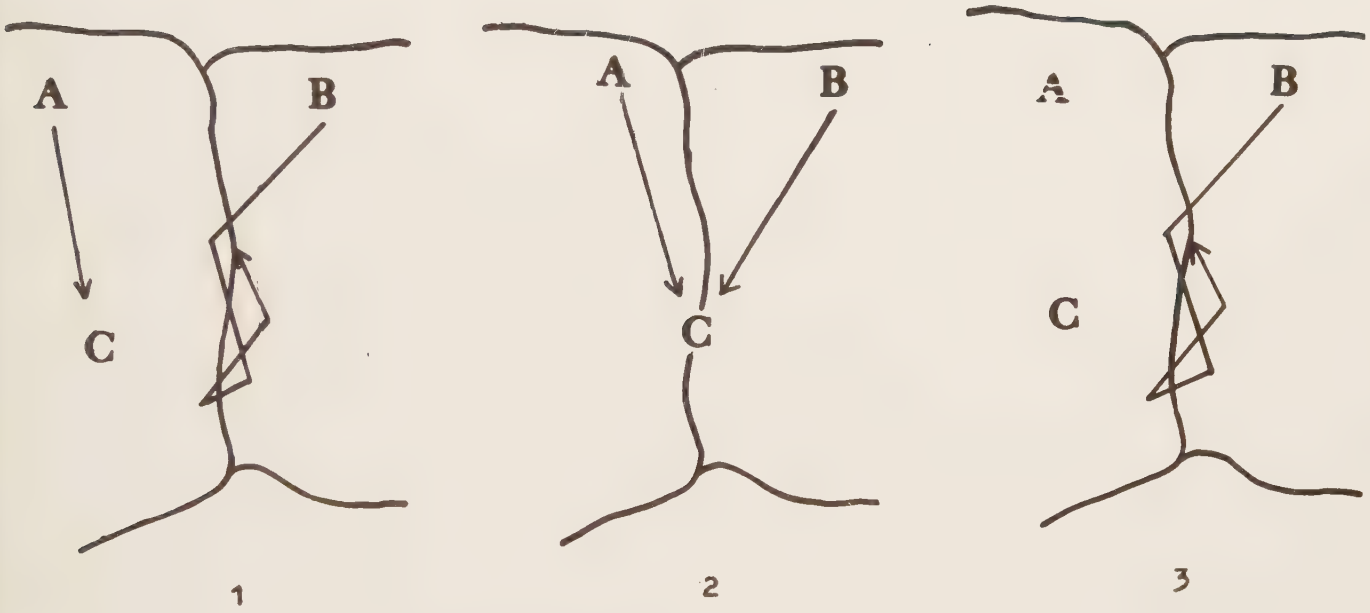
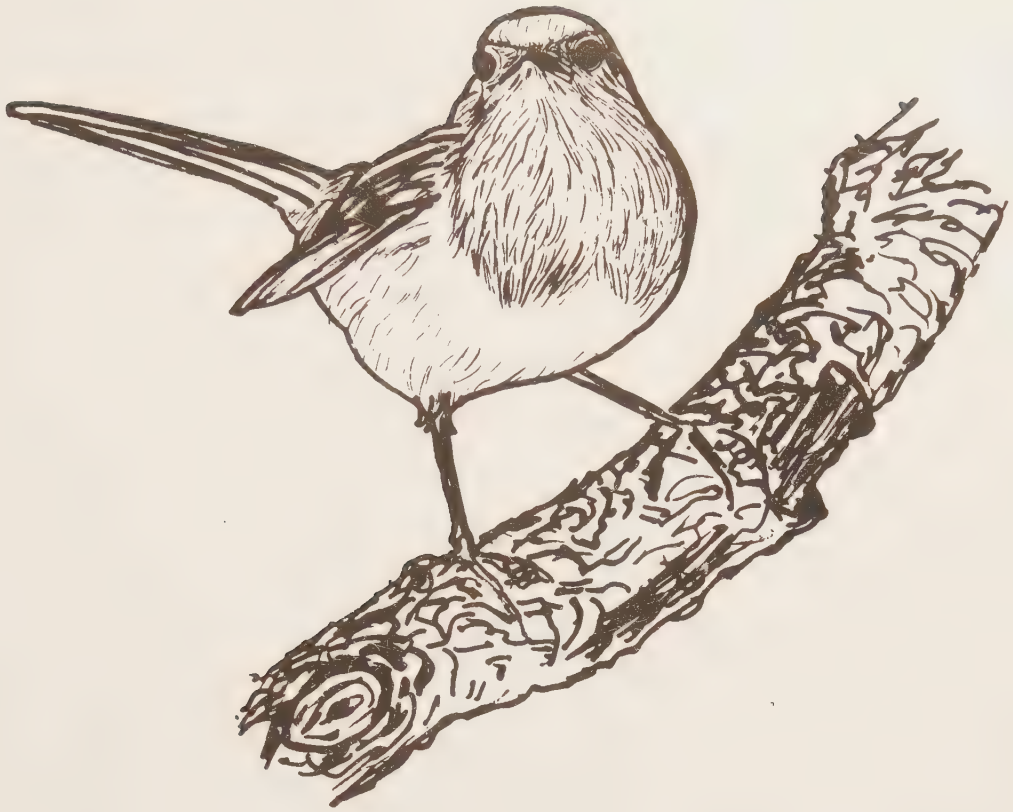


Figure 9

Fig. 10: Comportement de parade. Attitudes de défense de l'occupant d'un territoire lorsqu'un intrus est situé à la même altitude (a) ou en dessous de lui (b).



a

b

Figure 10

Fig. 11: Imitation et désignation individuelle.
a - l'individu nouveau venu E chante en un territoire inoccupé. Il induit le chant chez tous les individus du voisinage, mais n'est pas attaqué.

b - l'individu nouveau venu chante dans le territoire de B. Seul ce dernier imite son chant, puis l'attaquera.

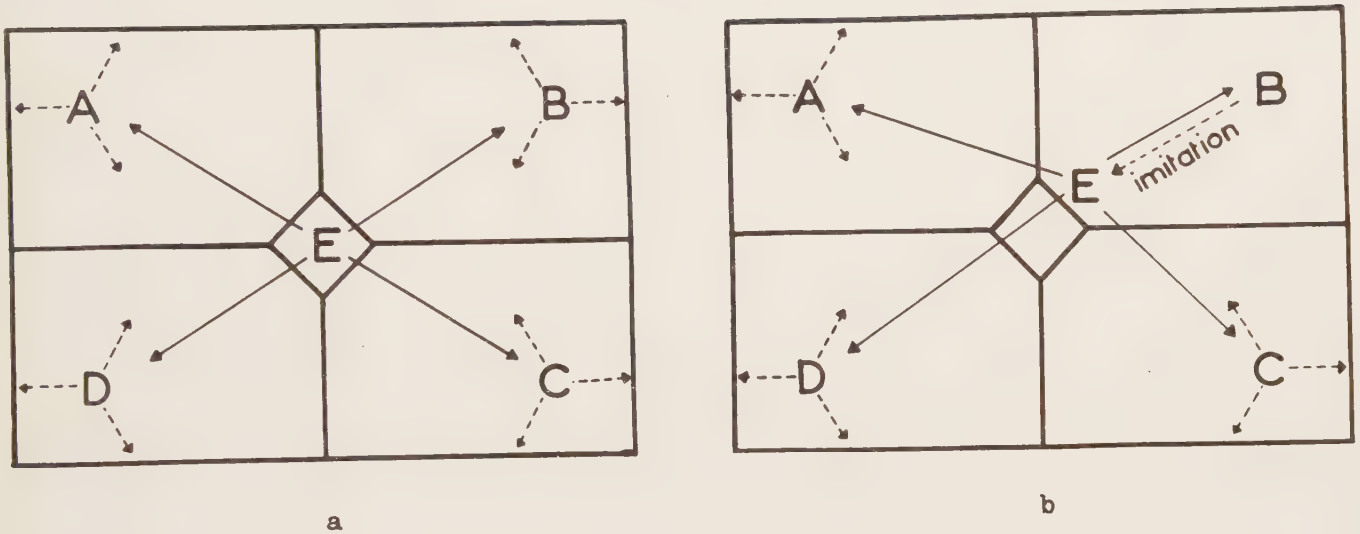


Figure 11

Fig. 12: Fluctuations diurnes et saisonnières du comportement de défense territoriale lors de la diffusion du chant par haut-parleur:

_____ au printemps (408 taxies);

----- en Aout et Septembre (373 taxies);

..... en début d'Octobre (84 taxies).

(En ordonnées: nombre moyen de comportements territoriaux obtenus consécutivement chez un même individu.)

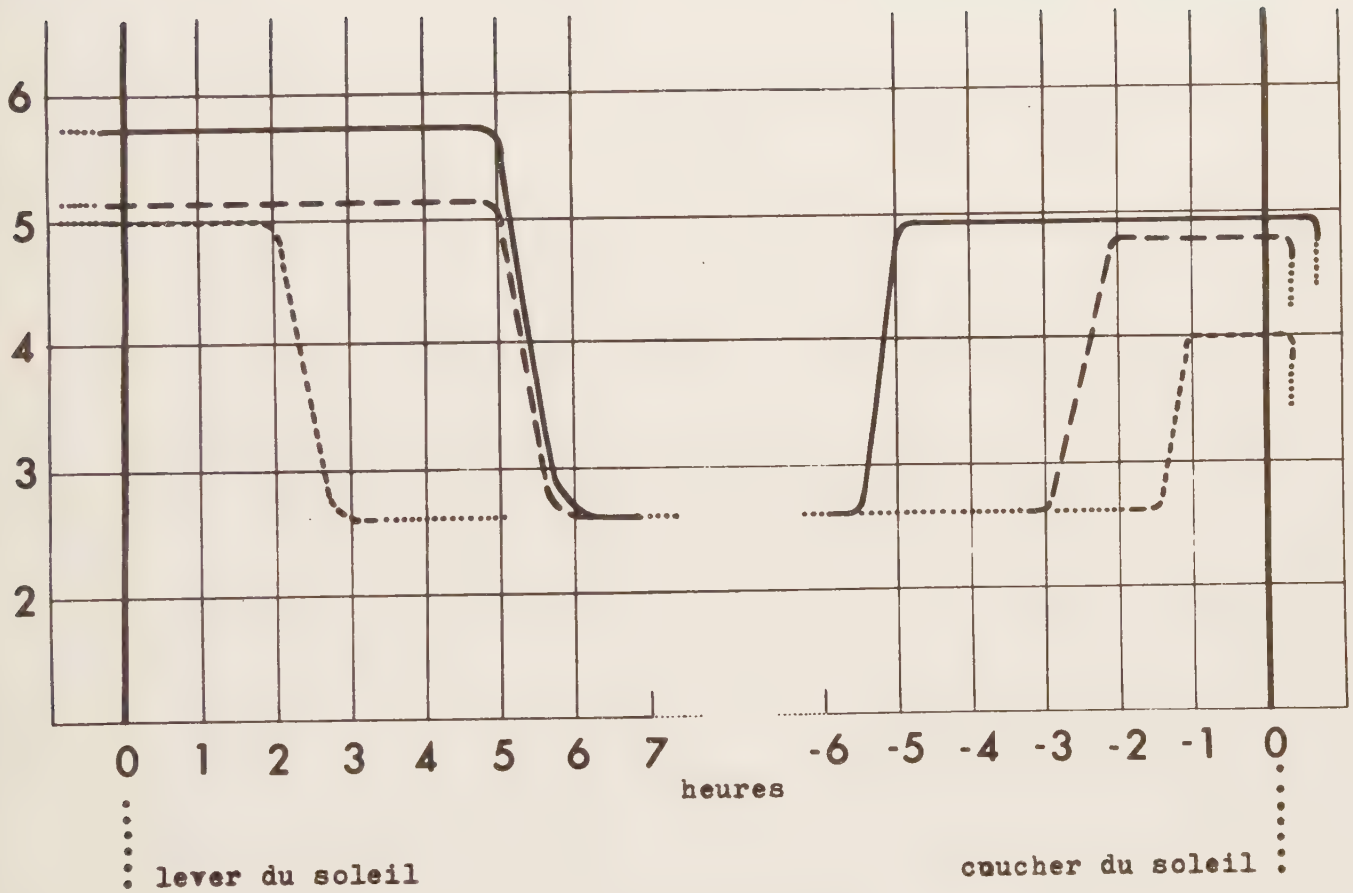

6
5
4
3
2
0 1 2 3 4 5 6 7
-6 -5 -4 -3 -2 -1 0
heures
lever du soleil
coucher du soleil

Figure 12

Fig. 13: Compression et expansion temporelle du chant. (Seule une portion du chant a été représentée.)

a - contraction temporelle de la totalité des éléments du signal;

b - témoin, non modifié;

c - augmentation des silences séparant les notes.

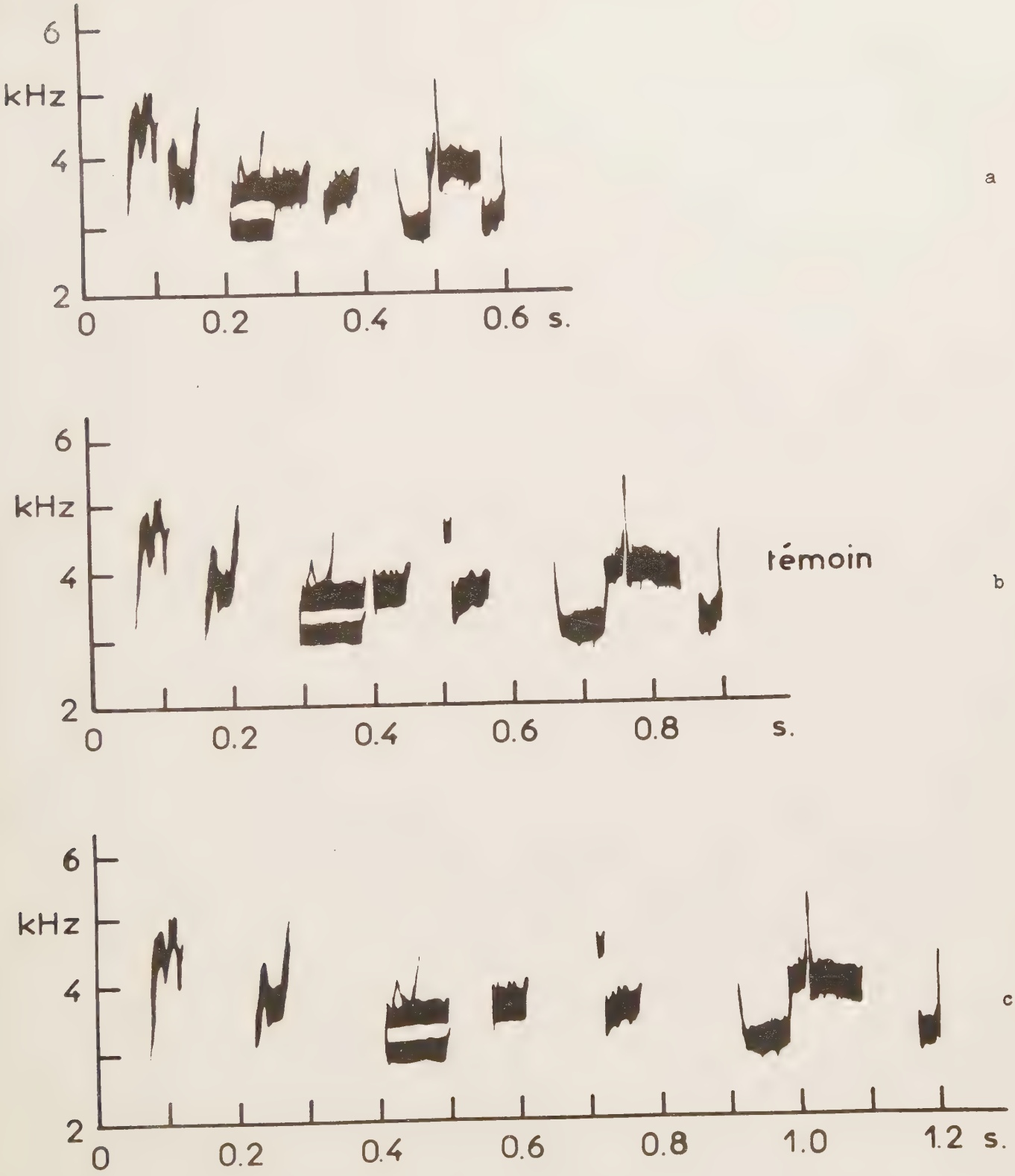

6
kHz
4
2
0
0.2
0.4
0.6 s.
a
6
kHz
4
2
0
0.2
0.4
0.6
0.8
s.
témoin
b
6
kHz
4
2
0
0.2
0.4
0.6
0.8
1.0
1.2 s.
c

Figure 13

Fig. 14: Expansion temporelle de la note résultant de multiples échos et réverbérations sur des obstacles (branches d'arbres).

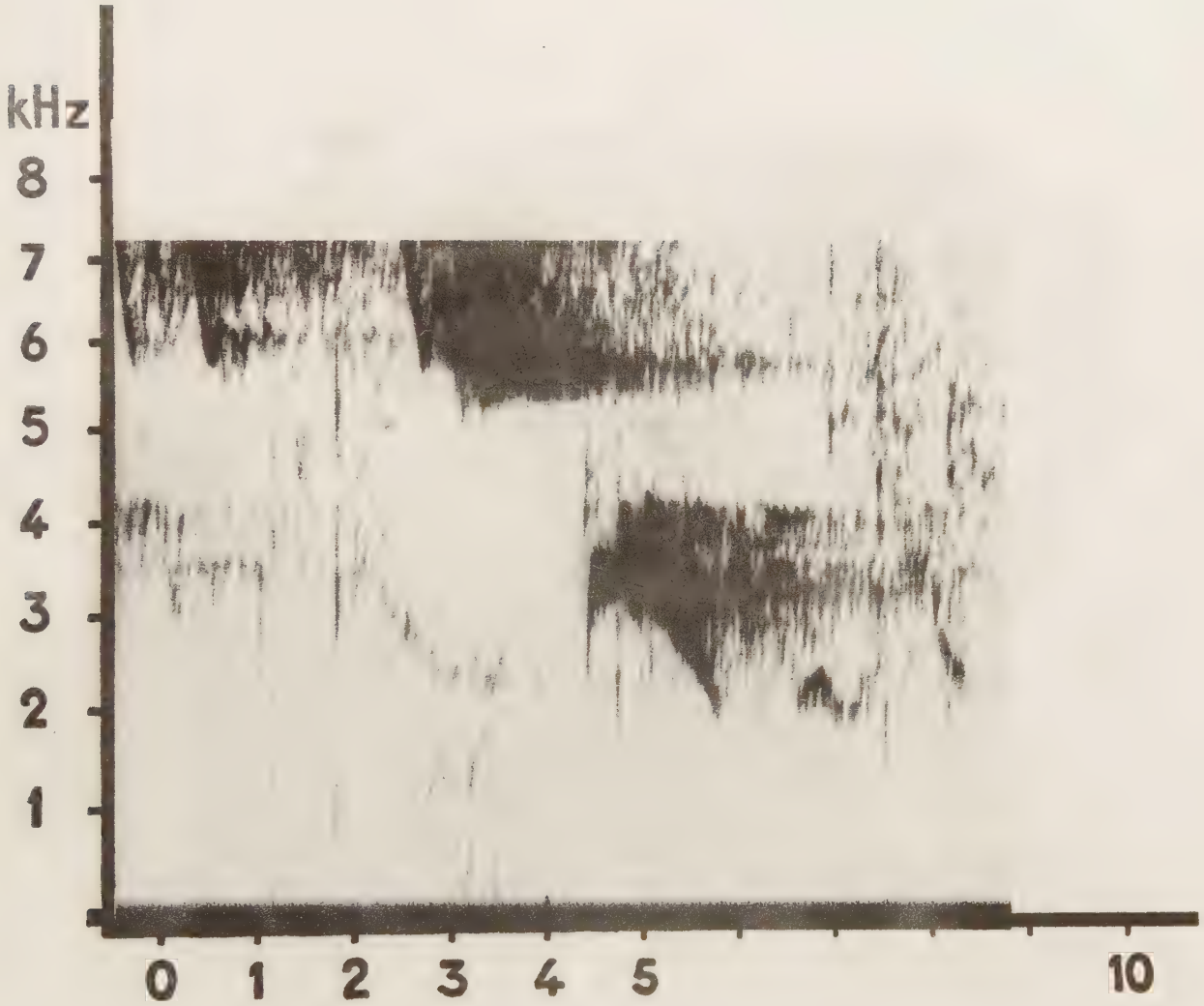


Figure 14

Fig. 15: Transposition des fréquences (seules deux notes ont été représentées). Abaissement des fréquences de 2 (a) et 1 KHz (b). Relèvement des fréquences de 1 (c) et 2 KHz (d).
Remarquer que la largeur du spectre contenant le signal n'est pas modifiée.

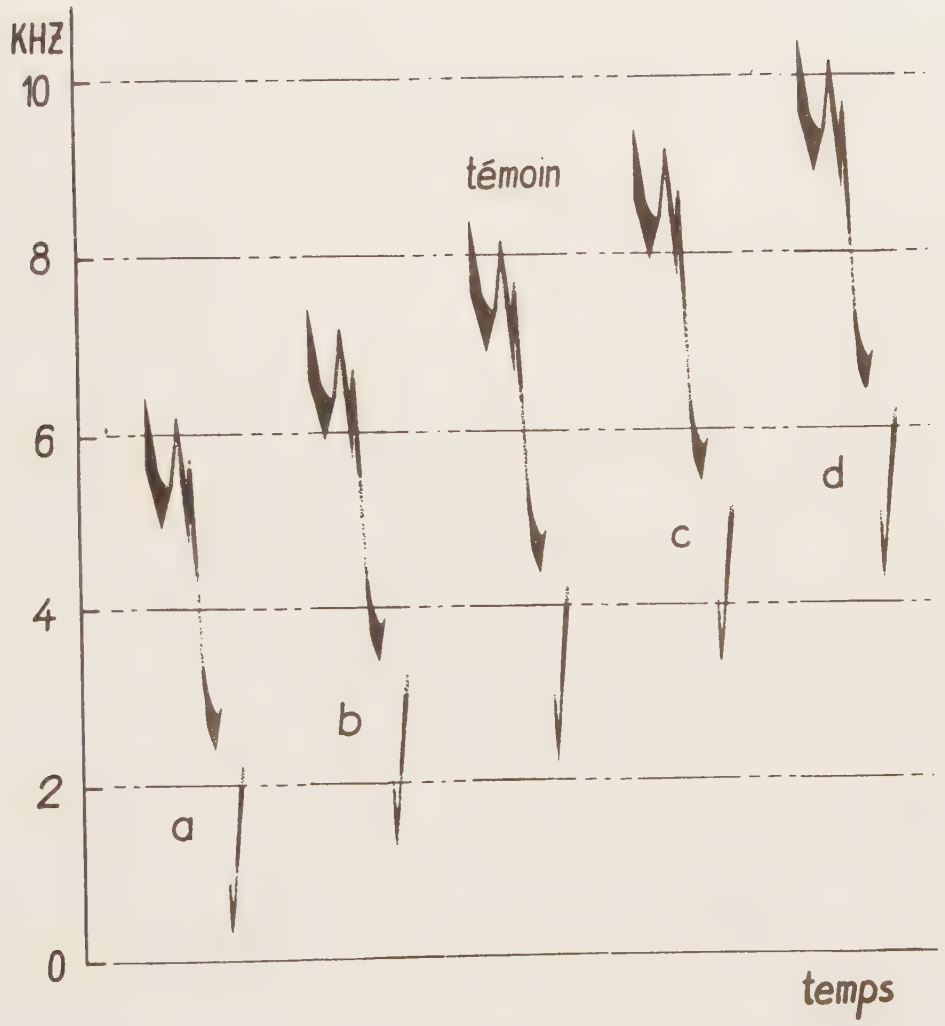


Figure 15

Fig. 16: Transposition des fréquences (seules deux notes ont été représentées). Abaissement des fréquences de 25% de leurs valeurs naturelles (e). Relèvement des fréquences de 25% de leurs valeurs naturelles (f).
Remarquer que la largeur du spectre contenant le signal est réduite (e) ou accrue (f).

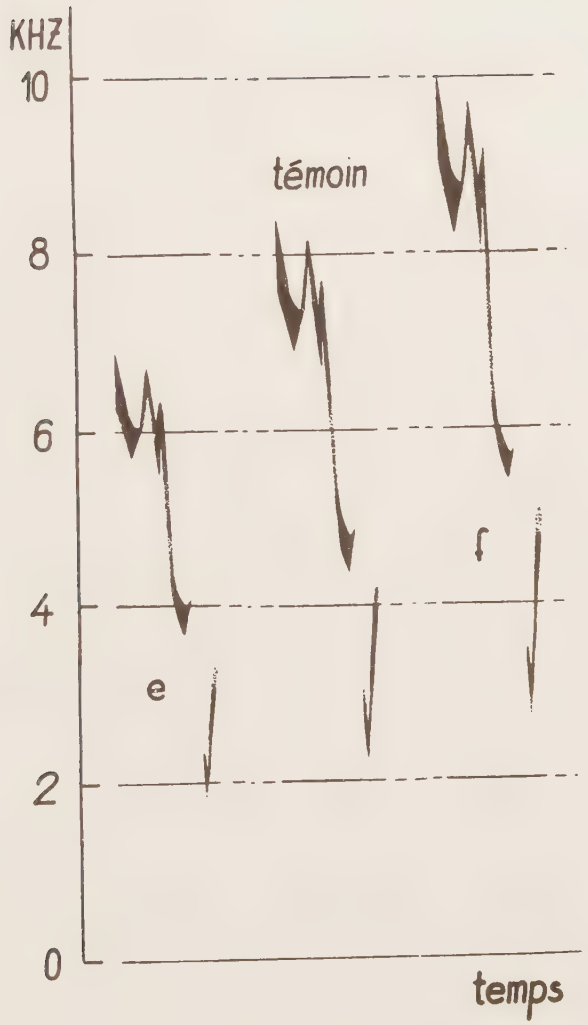


Figure 16

Fig. 17: Inversion des fréquences (seules quelques notes ont été représentées). Signal naturel a, signal inversé b.
Les notes hautes sont devenues basses et inversement.

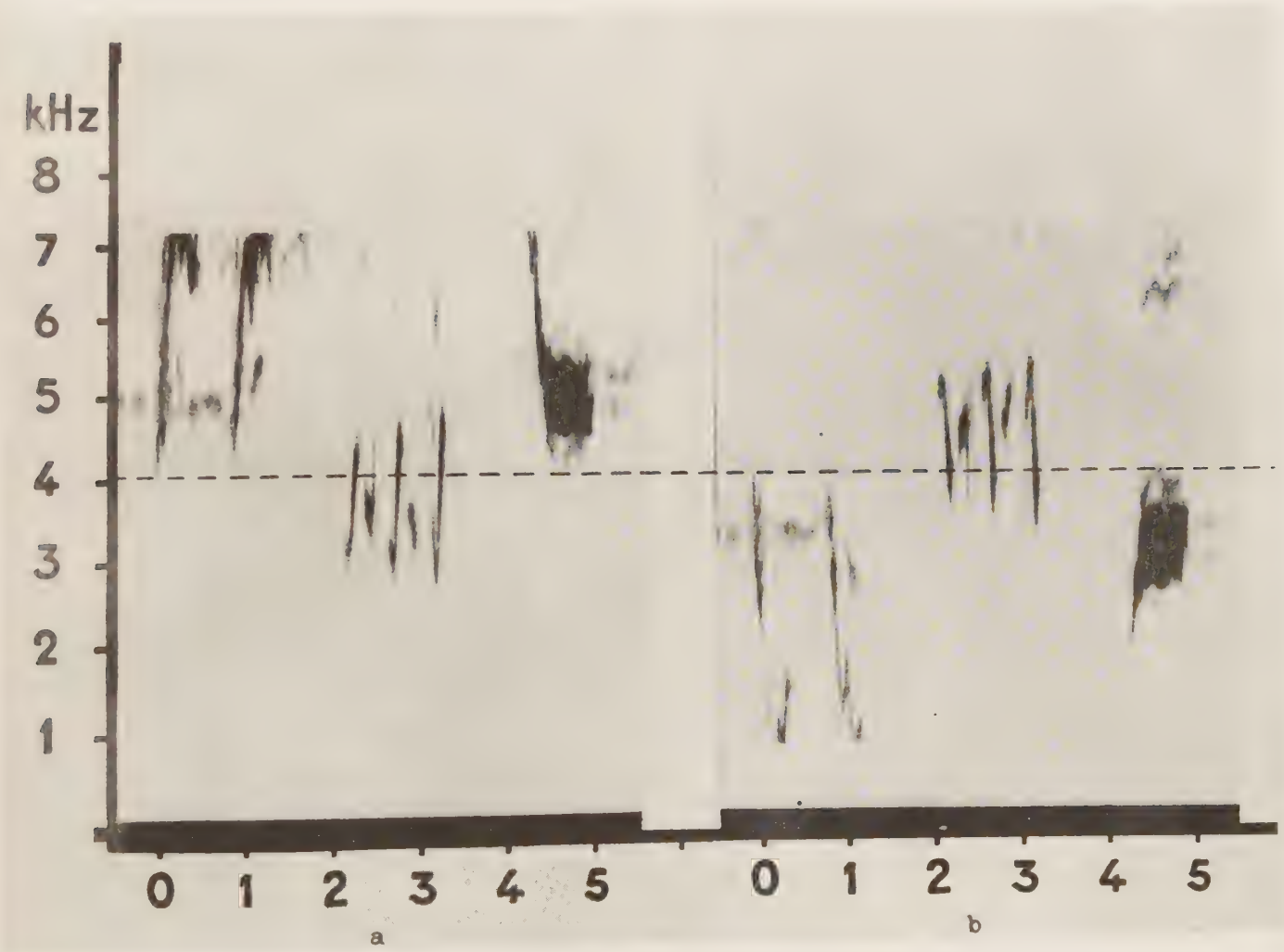


Figure 17

Fig. 18: Courbes de réponse du correcteur utilisé afin de modifier le niveau des fréquences hautes du signal. Atténuation: courbe A, relèvement: courbe B.

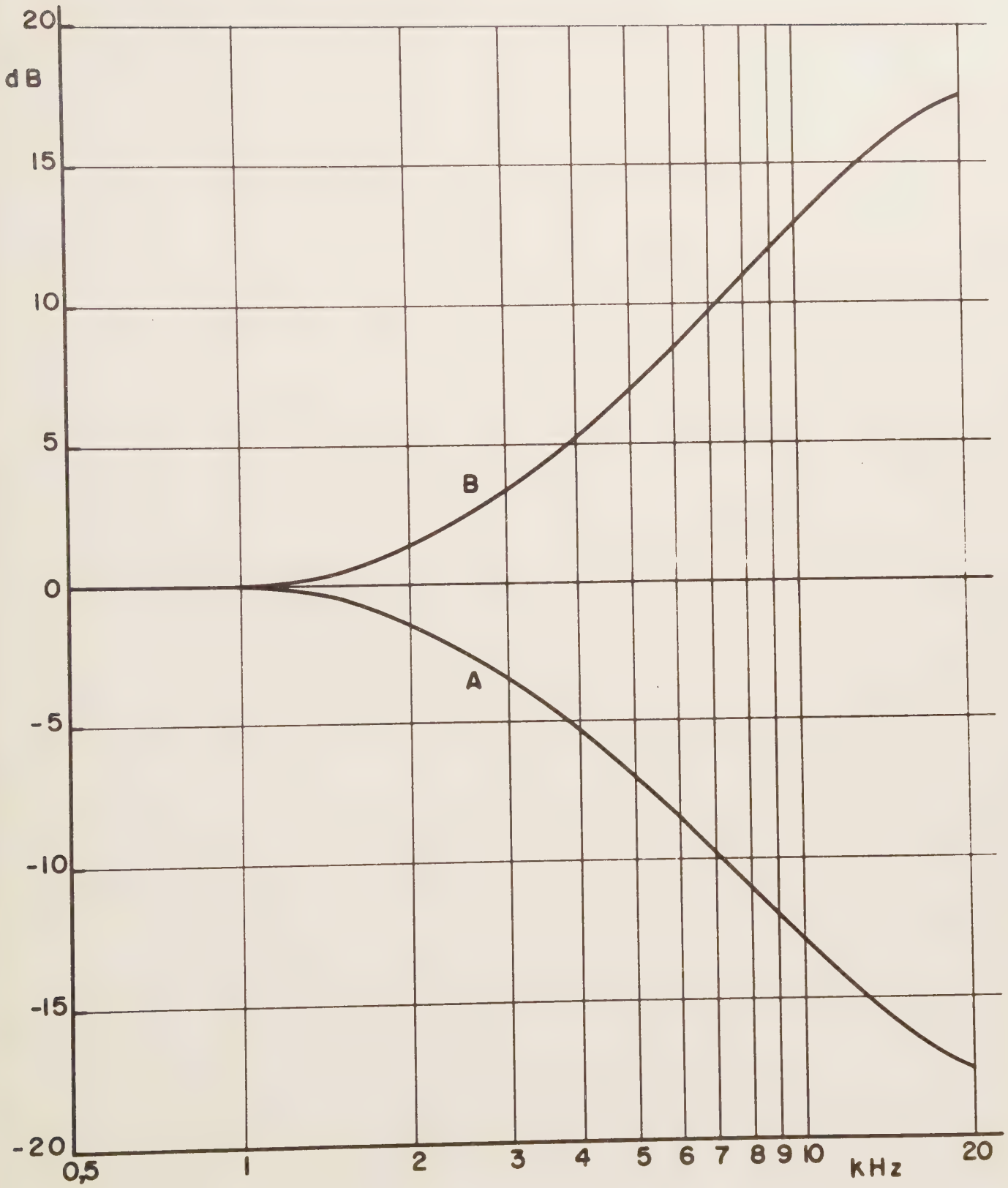


Figure 18

Fig. 19: Transposition des fréquences (seules deux notes ont été représentées). Les fréquences ont été abaissées de 2 KHz (a), puis relevées de 33% de leurs valeurs précédentes (1).
La largeur du spectre contenant le signal est accrue. (Comparer 1 avec le témoin).

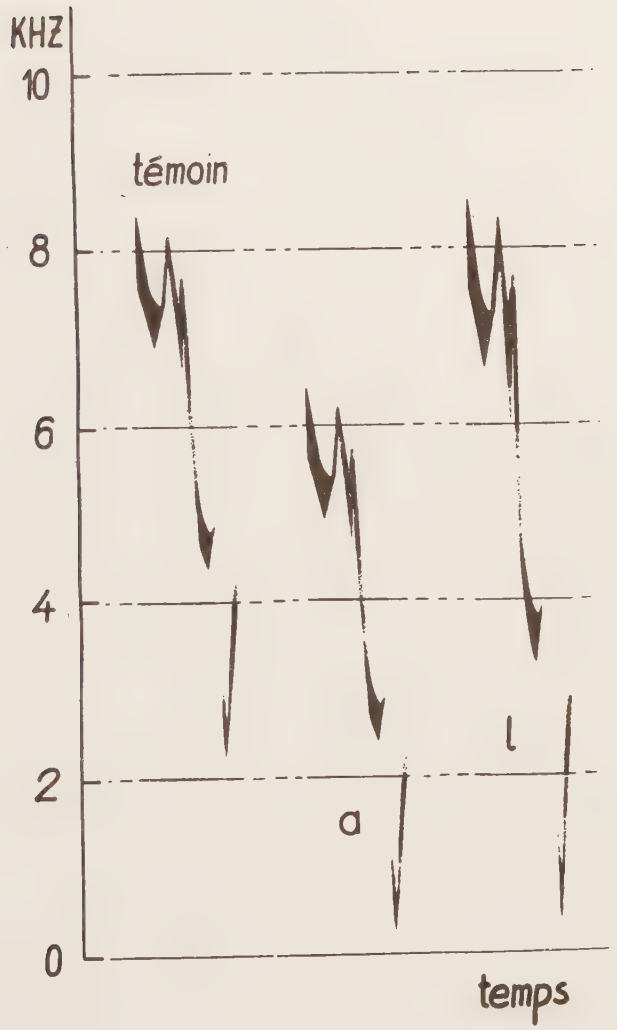


Figure 19

Fig. 20: Analyse spectrale (niveau en fonction de la fréquence) du bruit de fond naturel, enrégistré dans le territoire d'un rouge-gorge. (Taillis portant encore ses feuilles, vent modéré).
L'énergie maximale est contenue dans la partie basse du spectre (en dessous de 100 Hz).

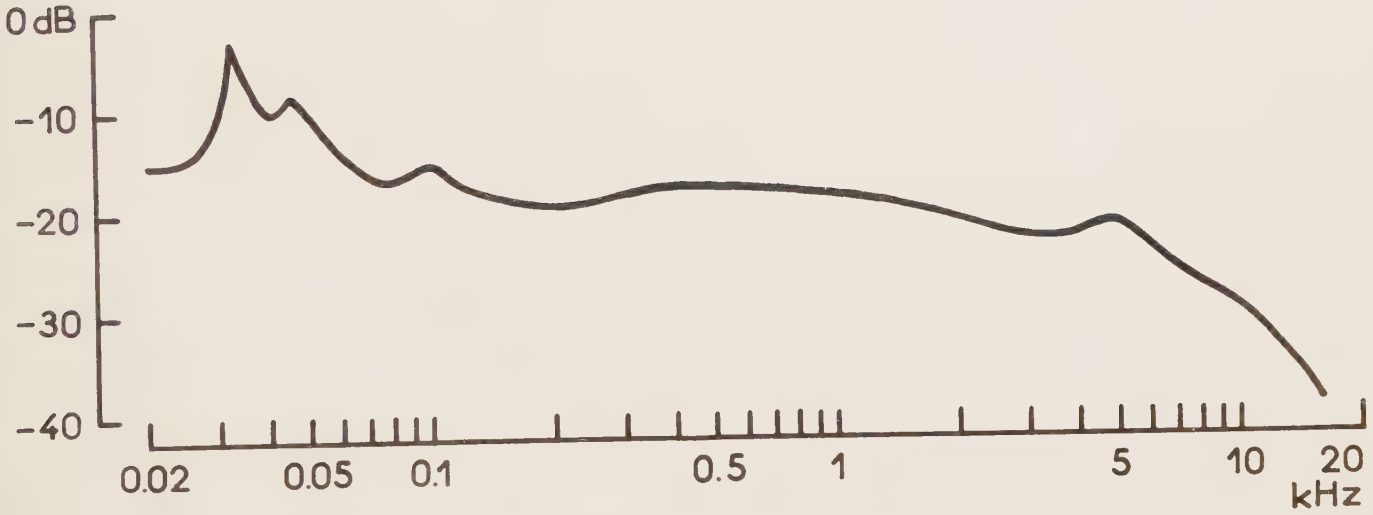


Figure 20

Fig. 21: Deux des motifs constituant un signal de synthèse. Les notes sont composées par des fréquences pures.

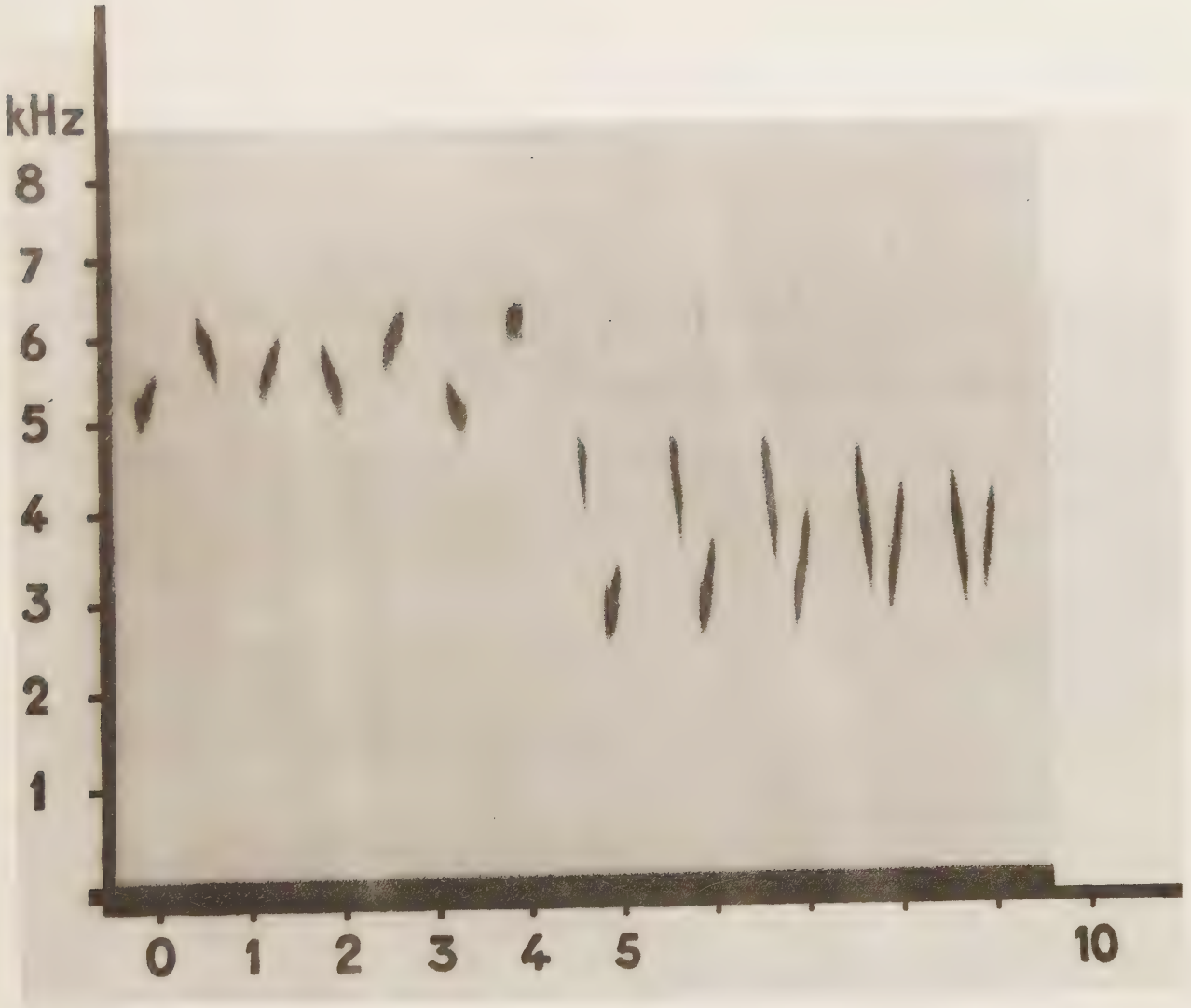


Figure 21

Fig. 2.: Deux des motifs constituant un signal de synthèse. Les notes ne sont pas toutes composées par une fréquence pure.

Figure 22

Fig. 13: Deux des motifs constituant un signal de synthèse. La modulation des fréquences et le rythme de succession des notes suivent une loi aléatoire.

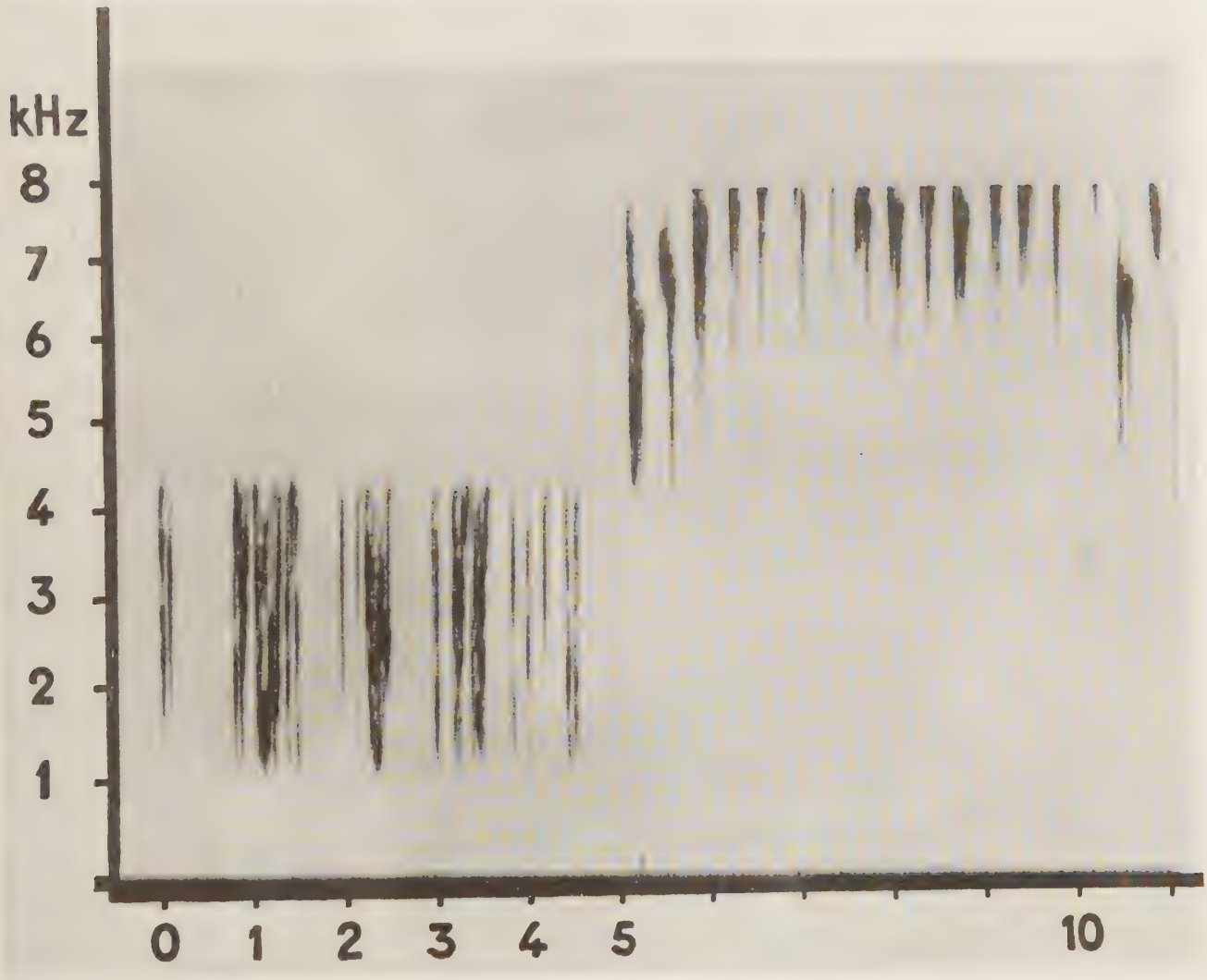


Figure 23

Fig. 24: Similitudes de structures responsables d'un pouvoir réactogène interspécifique.

a - Deux des motifs d'un signal synthétique qui se trouvent être analogues à des éléments contenus dans les signaux d'autres espèces.

b - Motif extrait d'un chant de troglodyte.

c - Motif extrait d'un chant de rossignol.

d - Motifs extraits d'un chant de rouge-gorge.

e - Signal de fuite du merle.

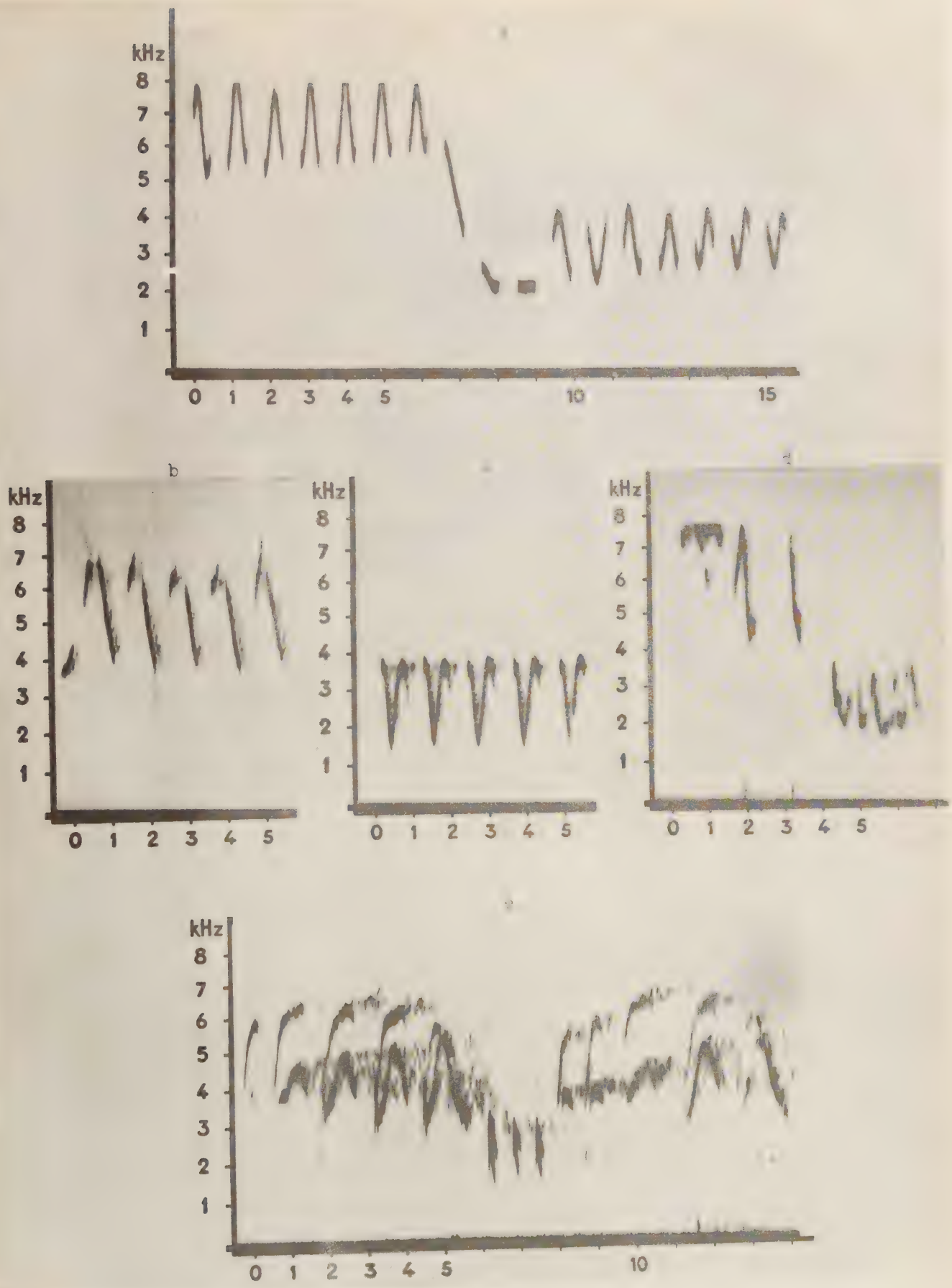

kHz
8
7
6
5
4
3
2
1
0 1 2 3 4 5 10 15
b
kHz
8
7
6
5
4
3
2
1
0 1 2 3 4 5
kHz
8
7
6
5
4
3
2
1
0 1 2 3 4 5
kHz
8
7
6
5
4
3
2
1
0 1 2 3 4 5
kHz
8
7
6
5
4
3
2
1
0 1 2 3 4 5 10

Figure 24

T A B L E D E S M A T I E R E S

INTRODUCTION..... 1

MATERIEL..... 3

METHODES ET TECHNIQUES EXPERIMENTALES..... 5

LA SIGNALISATION ACOUSTIQUE CHEZ LE ROUGE-GORGE.....14

I Répertoire des signaux acoustiques.....14

II Analyse physique des éléments du répertoire.....15

-Le chant de territoire chez l'adulte.....15

-Le chant chez le jeune et l'immature.....21

-Le chant de combat.....22

-Signaux d'alarme.....23

-Signal d'échange de nourriture.....24

-Signal accompagnant les combats.....24

-Signaux propres aux très jeunes individus.....24

III Sémantique des éléments du répertoire.....25

LE TERRITOIRE DU ROUGE-GORGE.....32

I Définition du territoire.....32

II Aspect du territoire.....33

III Les postes de chant.....34

IV Limites du territoire.....35

LES COMPORTEMENTS TERRITORIAUX.....37

I Specificité de ces comportements.....37

II Comportements déclenchant la réaction de défense.....38

III Hiérarchie entre signaux optiques et acoustiques.....40

IV Reconnaissance acoustique interindividuelle.....43

V Stades successifs du comportement de défense territoriale.....45

VI Imitation intraspécifique et désignation individuelle.....48

VII Cycle saisonnier et nychtéméral du comportement de défense territoriale.....51

VIII Influence de facteurs météorologiques.....53

ETUDE DE LA VALEUR REACTOGENE DE DIFFERENTS PARAMETRES PHYSIQUES DU SIGNAL TERRITORIAL.....56

I Etude de la syntaxe.....56

-dans la séquence.....56
-dans le chant.....58
-dans le motif.....64
II Etude des paramètres temporels.....68
III Etude des paramètres relatifs aux fréquences acoustiques.....73
-Transpositions diverses.....75
-Altération des niveaux relatifs dans différentes bandes de fréquences.....77
IV Etude des paramètres relatifs aux niveaux acoustiques.....84
V Reconstitution progressive du signal par voie de synthèse.....88
VI Mécanismes assurant la spécificité des signaux.....95
CONCLUSION.....100
RESUME.....104
BIBLIOGRAPHIE.....107
FIGURES